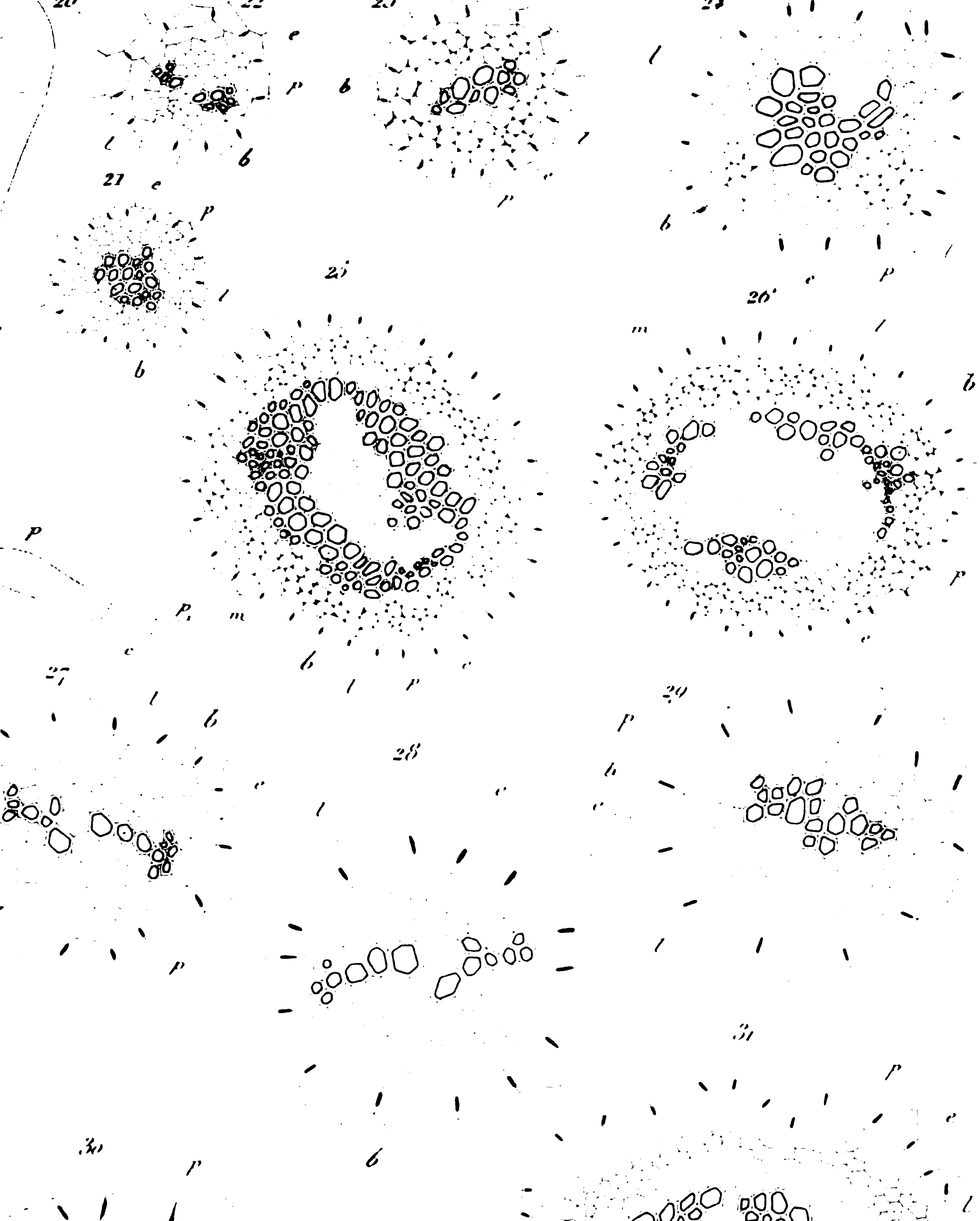
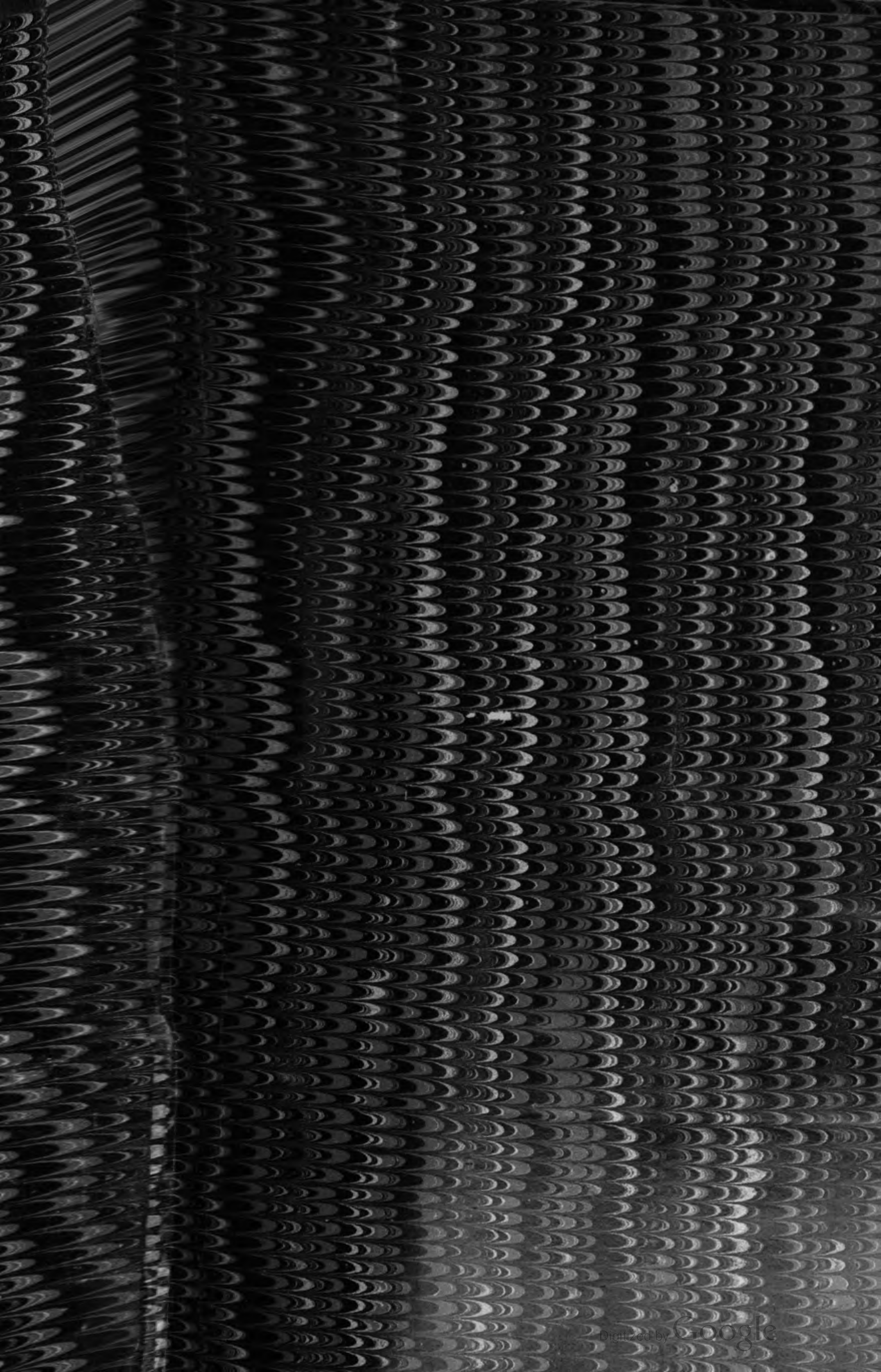


Annales des sciences naturelles


3 2044 106 329 253



ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME ONZIÈME

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
Boulevard Saint-Germain et rue de l'Eperon
EN FACE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE
1890

RECHERCHES SUR LA FORMATION

DE LA

TIGE DES FOUGÈRES

Par M. LECLERC DU SABLON.

Dans la tige de la plupart des Phanérogames on distingue deux régions : à la périphérie, l'*écorce* formée de parenchyme et limitée à l'extérieur par l'épiderme; au centre, le *cylindre central* renfermant les faisceaux libéro-ligneux. La limite entre ces deux régions est indiquée par l'endoderme, assise la plus interne de l'écorce et dont les parois radiales portent ordinairement des plissements caractéristiques. Il y a donc dans ce cas un seul endoderme, à l'intérieur duquel se trouvent tous les faisceaux libéro-ligneux.

Chez la plupart des Fougères, au contraire, on sait qu'il en est autrement. Au lieu d'un seul cylindre central entouré d'écorce, on y voit plusieurs cordons libéro-ligneux entourés chacun d'un endoderme spécial et plongés dans une écorce de forme irrégulière.

On a longtemps considéré chaque cordon libéro-ligneux de la tige des Fougères comme comparable à un faisceau libéro-ligneux des Phanérogames. On sait cependant que la structure, d'un cordon libéro-ligneux de Fougère est très différente de celle d'un faisceau normal de Phanérogame.

Dans une section transversale, on voit en effet qu'un faisceau libéro-ligneux de Phanérogame se compose normale-

ment : 1° d'une partie ligneuse de forme triangulaire dont la pointe, renfermant les vaisseaux les plus âgés, est tournée vers le centre de la tige et dont la base est tournée vers l'extérieur; 2° d'une partie libérienne arrondie accolée à la base de la partie ligneuse.

Dans un cordon libéro-ligneux de Fougère, au contraire, on distingue : 1° une partie ligneuse centrale, dans laquelle les vaisseaux les plus âgés, diversement situés suivant les espèces, se développent ordinairement à partir de plusieurs points et non à partir d'un seul point comme dans un faisceau de Phanérogame; 2° une partie libérienne, qui entoure complètement la partie ligneuse ou qui forme deux masses, l'une en dedans, l'autre en dehors du bois par rapport au centre de la tige.

Pour exprimer ces différences si importantes, la plupart des anatomistes disent que les faisceaux des Phanérogames ordinaires sont *collatéraux*, tandis que les cordons libéro-ligneux des Fougères sont des faisceaux *bicollatéraux* ou des faisceaux *concentriques* à liber externe. Mais ces expressions se rapportent surtout à la disposition du liber par rapport au bois. Pour tenir compte de la différence de structure qui existe dans le bois, M. Bertrand (1) appelle faisceaux *monocentres* les faisceaux dans lesquels le bois se forme à partir d'un seul point, et faisceaux *polycentres* ceux dans lesquels le bois se développe à partir de plusieurs points.

Mais une manière de voir toute différente a été émise récemment. Dans leur mémoire sur la polystélie, MM. Van Tieghem et Douliot assimilent la tige des Fougères à celle des Auricules étudiée par M. Van Tieghem (2). D'après ces auteurs, un cordon libéro-ligneux de Fougère n'est pas comparable à un faisceau libéro-ligneux de Phanérogame, mais

(1) Bertrand, Théorie du faisceau (*Annales scientifiques du département du Nord*, 2e série, t. III, p. 49, 1880).

(2) Ph. Van Tieghem, Structure de la tige des Primevères nouvelles du Yun-Nan (*Bull. de la Soc. botan.*, t. XXXIII, p. 95, 13 février 1886); Ph. Van Tieghem et H. Douliot, Sur la polystélie (*Annales des sciences naturelles, Botanique*, 7e série, t. III, p. 275).

à un cylindre central de Phanérogame; les tiges de Fougères sont donc des tiges à plusieurs cylindres centraux, ou des tiges polystéliques.

Telle est, en résumé, la structure des tiges de Fougères et les différentes façons dont cette structure a été expliquée. Je me suis proposé de rechercher l'origine de cette structure en étudiant de jeunes tiges aux divers stades de leur développement jusqu'au moment où leur structure a atteint son état définitif.

PTERIS AQUILINA.

Si l'on étudie un jeune pied de *Pteris aquilina* qui ne porte encore qu'une seule feuille, on peut voir qu'à quelques millimètres au-dessous du prothalle la racine présente une structure binaire absolument normale (Pl. I, fig. 2). Les faisceaux du bois *b*, réunis l'un à l'autre par une moelle peu abondante et séparés de l'endoderme *e* par une seule assise de péricycle *p*, sont formés chacun par trois ou quatre vaisseaux, les vaisseaux les plus gros étant les plus rapprochés de l'axe de la racine.

Dans les parties plus voisines de la base de la tige, cette structure se modifie peu à peu. Il se forme de nouveaux vaisseaux à la face interne de chaque faisceau dubois, si bien qu'un peu avant d'arriver au niveau du pied qui fixe la jeune plante au prothalle, les deux faisceaux sont réunis par la base, et la moelle a complètement disparu; l'une des pointes du bois est tournée du côté du pied, l'autre du côté opposé.

Le liber *l* forme encore, de part et d'autre de la masse vasculaire, deux îlots distincts. Mais bientôt les faisceaux du liber, en s'élargissant, vont s'insinuer entre le péricycle et la pointe des faisceaux du bois et se réunissent l'un avec l'autre; cette réunion des deux faisceaux du liber s'opère d'abord du côté du pied, puis du côté opposé. Le liber forme alors un anneau continu autour du bois (fig. 3). M. Gérard, qui a étudié le passage de la tige à la racine chez l'*Asplenium striatum* et l'*Adiantum cuneatum*, est arrivé à des résultats

comparables, pour les points essentiels, à ceux que j'indique pour le *Pteris aquilina* (1).

La tige comprend donc deux faisceaux du bois réunis par leur base et entourés de liber ; le tout étant compris à l'intérieur du péricycle. Je vais maintenant montrer comment la tige passe de cette structure simple à la structure beaucoup plus complexe que présentent les tiges âgées.

La première feuille s'insère sur la tige en face d'une pointe vasculaire du côté opposé au pied ; les vaisseaux qui forment cette pointe passent dans la feuille, et le corps ligneux de la tige se trouve à peu près arrondi au-dessus de l'insertion.

Bientôt, dans les parties de la tige nouvellement formées, on voit au centre du bois des éléments libériens semblables à ceux qui sont autour du bois. Le liber interne (l_1, fig. 4) qui prend ainsi naissance est de plus en plus abondant dans les parties de la tige qui se forment plus tard. On trouve alors dans le cylindre central, en allant de l'extérieur à l'intérieur (fig. 4) : le péricycle *p*, un anneau de liber *l*, un anneau de bois *b* et un liber central l_1.

Un peu plus haut, par suite du départ d'un certain nombre de vaisseaux dans une feuille, l'anneau ligneux est rompu en même temps que l'anneau de liber externe. Le liber interne rejoint le liber externe par la solution de continuité qui s'est produite dans l'anneau du bois ; puis l'endoderme se déprime vis-à-vis de cette solution de continuité et s'enfonce de plus en plus vers l'axe de la tige. Le cylindre central a donc alors la forme d'un fer à cheval formé d'une masse ligneuse entourée complètement de liber et limitée par le péricycle (fig. 6). Cette sorte d'anneau incomplet qui forme le cylindre central peut se refermer pour se rouvrir encore au-dessus d'une nouvelle feuille.

Il peut alors se faire qu'une partie de l'écorce reste emprisonnée au milieu du cylindre central et paraisse, en

(1) Recherches sur le passage de la tige à la racine (*Annales des sciences naturelles*, *Bot.*, 6e série, t. XI).

section transversale, entourée d'un endoderme spécial (E, fig. 8); c'est cette disposition qui reste définitive dans la tige du *Marsilia*. Dans les cas que j'ai étudiés, on voit, soit par une série de coupes transversales, soit par une coupe longitudinale, qu'il y a continuité entre l'écorce externe et l'écorce interne, entre l'endoderme interne et l'endoderme externe.

Plus haut encore, au-dessus de l'insertion d'une feuille, on constate dans une coupe transversale une seconde solution de continuité dans le bois et le liber. Le bois forme alors deux îlots distincts entourés chacun de liber (fig. 7). Entre ces deux cordons vasculaires, l'endoderme s'étrangle de façon à former deux endodermes distincts. Le cylindre central s'est donc divisé en deux parties entourées chacune par un endoderme spécial. Ces divisions se répètent ensuite un certain nombre de fois, et la tige présente alors la structure ordinaire chez les Fougères. Il faut remarquer qu'aucun des cordons libéro-ligneux ainsi formés n'a la structure du cylindre central primitif représenté par la figure 4.

Les feuilles qui se sont formées dans cette première période de la vie de la plante sont très rapprochées les unes des autres ; au bout de quelques mois, un rameau se produit à l'aisselle d'une feuille, s'allonge horizontalement et ne porte que des feuilles très espacées l'une de l'autre. Ce rameau est le rhizome du *Pteris* dont la structure est bien connue. Dans le rhizome, les centres de formation du bois ont des positions bien déterminées, tandis que dans la tige directement issue de l'œuf, ces centres sont irrégulièrement placés et difficiles à déterminer exactement.

Le développement de la tige du *Gymnogramme chrysophylla* se fait comme dans le *Pteris aquilina*. La particularité la plus importante qu'on puisse signaler, c'est que la jeune tige du *Gymnogramme chrysophylla* est beaucoup plus grosse que celle de la plupart des autres Fougères et par conséquent plus facile à étudier. Le cylindre central mesure près d'un millimètre de largeur lorsqu'il se divise pour la première fois.

Rien de particulier à signaler sur la tige du *Drynaria quercifolia*, qui se forme à peu près comme celle du *Pteris aquilina*.

NEPHRODIUM MOLLE.

Le développement de la tige s'effectue chez le *Nephrodium molle* à peu près comme chez le *Pteris aquilina;* on ne peut signaler que quelques différences de détail. Ainsi, sur la figure 9, qui représente l'ensemble du système vasculaire, on voit que les deux faisceaux de la racine ne se réunissent qu'au-dessus du pied. Vers la base de la tige, le bois se compose donc de deux faisceaux disposés comme dans la racine; on voit, sur une section transversale faite dans cette région de la tige, que le liber forme néanmoins un anneau continu à l'intérieur du péricycle; dans la jeune tige du *N. molle*, il y a donc, à un moment donné, une moelle en continuité avec la moelle de la racine.

Plus tard, les deux faisceaux se réunissent; bientôt après, dans les parties de la tige nouvellement formées, on voit apparaître au milieu du bois quelques cellules de parenchyme qui constituent de nouveau une moelle, puis au centre de la moelle naissent des éléments libériens. Il se forme donc du liber interne (l_1, fig. 10), comme chez le *Pteris aquilina*, mais ce liber est toujours séparé du bois par une assise au moins de parenchyme. La division du cylindre central s'effectue ensuite comme chez le *Pteris*. Remarquons seulement que lorsque cette division s'est produite, le bois de chaque cordon libéro-ligneux paraît régulièrement centripète, les vaisseaux les plus petits étant les plus éloignés du centre de la tige.

POLYPODIUM AUREUM.

Les plantules de *Polypodium aureum* ont un aspect très différent de celles qui ont été décrites jusqu'ici. La tige et la première racine sont beaucoup plus grêles, les entre-

nœuds sont plus longs et le limbe des premières feuilles est très étroit. Si on examine au microscope une plantule préalablement éclaircie par l'eau de Javel et colorée par la fuchsine, on peut voir que le bois de la feuille s'insère sur celui de la tige à une distance relativement grande du pied, c'est-à-dire loin du lieu même où l'œuf s'est formé (fig. 12). Mais on se rappelle que la première feuille provient de l'une des quatre cellules que l'œuf a d'abord données en se divisant. Il s'est donc produit, avant la différenciation des premiers vaisseaux, un cloisonnement et une élongation des cellules qui ont reporté l'insertion de la première feuille à une certaine distance de son lieu d'origine. Ce fait n'est d'ailleurs pas isolé parmi les Cryptogames vasculaires. Chez beaucoup de Fougères, on constate une certaine distance entre le lieu de formation de l'œuf et le point d'insertion de la première feuille sur la tige; mais cette distance est ordinairement beaucoup plus faible que chez le *Polypodium aureum*.

Mais, si la tige d'une jeune plantule de *Polypodium aureum* est plus longue que celle des autres Fougères du même âge, elle est par contre beaucoup plus mince et ne mesure souvent pas plus de $0^{mm},2$ de diamètre. La première racine s'accroît très lentement et n'a guère plus de 2 à 3 millimètres de longueur, lorsque la plantule porte déjà plusieurs feuilles. Au point de vue de l'absorption, les faibles dimensions de cette racine sont compensées par un très grand développement des poils radicaux qui s'étendent jusqu'à une très petite distance de la coiffe.

Cette racine a une structure binaire (fig. 13); chaque faisceau du bois est formé par un petit nombre de vaisseaux, ordinairement deux ou trois. Dans le voisinage du pied, ces deux faisceaux se rapprochent, puis se réunissent comme chez les autres Fougères.

On voit, en effet, sur la figure 14 qui représente la section du cylindre central faite un peu au-dessus du pied, que la partie ligneuse se compose seulement de sept vaisseaux; un peu plus haut, le nombre des vaisseaux est plus

grand. Puis, vers le centre de la partie ligneuse, se forment quelques cellules de parenchyme qui constituent une moelle; dans la figure 15, il n'y a encore qu'une seule cellule *m* de paremchyme autour de laquelle le bois forme un anneau très mince. Le parenchyme central s'élargit ensuite (fig. 16), mais l'anneau ligneux reste toujours très mince et formé par un seul rang de vaisseaux.

Le tissu qui forme la moelle au centre du bois est un parenchyme composé uniquement de cellules larges et peu allongées; il ne renferme pas de liber, comme dans les cas précédents. La chose est facile à voir même dans une section transversale. Le liber est en effet formé de cellules très étroites, à parois épaisses et brillantes qui contrastent avec les larges cellules à parois minces de la moelle.

Le cylindre central n'atteint pas, avant de se diviser, la même épaisseur que celui de la plupart des autres Fougères. Les figures 17, 18 et 19 montrent de quelle façon s'effectue la première division du cylindre central. L'anneau du bois se rompt et prend la forme d'un arc; le liber, qui ne se trouvait qu'à la face convexe de cet arc, se développe ensuite sur la face concave, mais ne forme jamais une ceinture complète autour de l'arc ligneux. Puis, au niveau de l'insertion d'une feuille, l'arc ligneux est rompu, l'endoderme s'étrangle vis-à-vis de cette solution de continuité, et le cylindre central se trouve divisé en deux parties entourées chacune d'un endoderme spécial. Chaque cordon libéro-ligneux ainsi formé se divise à son tour, et la tige acquiert ainsi sa structure définitive; mais il faut bien remarquer que jamais aucun des cordons libéro-ligneux qui se forment ainsi ne présente la structure du cylindre central primitif représenté par la figure 16.

L'épaississement de la tige, qui est d'abord très lent, devient bientôt rapide, de sorte que dans une plantule âgée de quelques semaines, la tige, filiforme dans sa partie la plus âgée, prend la forme d'un tubercule vers son sommet végétatif. Ce tubercule, couvert de petites écailles, mais

encore dépourvu de feuilles développées, formera en s'allongeant le rhizome du Polypode.

OSMUNDA REGALIS.

La tige de l'Osmonde a, on le sait, une structure différente de celle de la plupart des Fougères; l'ensemble des éléments vasculaires est entouré par un endoderme unique comme chez la plupart des Phanérogames; le bois est formé par un certain nombre de faisceaux disposés suivant un cercle, et le liber forme un anneau continu à l'extérieur des faisceaux du bois. Il n'y a cependant pas, entre le cas de l'Osmonde et celui des autres Fougères, de différence essentielle sous le rapport de la formation de la tige.

Dans une jeune plantule, la racine a une structure binaire nettement caractérisée, avec une moelle assez large au centre du cylindre central (Pl. II, fig. 22); au niveau du pied, la moelle disparaît et les deux faisceaux du bois se rejoignent par leur base, puis les deux faisceaux du liber s'élargissent et se rejoignent entre le péricycle et l'extrémité de chacun des faisceaux du bois (fig. 23). La structure de la jeune tige est alors exactement la même que chez le *Pteris aquilina*. A mesure que la tige s'allonge, les parties nouvellement formées sont plus épaisses; l'endoderme s'élargit, l'anneau de liber et la partie ligneuse centrale s'épaississent (fig. 24).

Plus tard encore (fig. 25), on voit vers le centre du bois quelques cellules non lignifiées dont le nombre augmente rapidement dans les parties plus jeunes; le bois forme alors un anneau continu. Les cellules qui se trouvent en dedans du bois sont plus larges et moins allongées que les cellules libériennes. On doit donc, dans le cas de l'Osmonde comme dans celui du Polypode, comparer ce parenchyme central à une véritable moelle et non à un liber interne comme dans le cas du *Pteris*.

Chacune des feuilles qui s'insèrent sur la tige emprunte un certain nombre de vaisseaux; de là une discontinuité

produite dans l'anneau ligneux. Tant que la tige n'est pas trop large, cette discontinuité s'efface un peu au-dessus de l'insertion de la feuille et l'anneau du bois redevient complet.

Dans les parties plus larges et plus jeunes de la tige, l'anneau du bois et l'anneau du liber s'agrandissent sans changer notablement d'épaisseur, de façon à ce que tout l'épaississement du cylindre central porte sur la moelle ; mais bientôt les vaisseaux du bois ne sont plus assez nombreux pour former un anneau continu, et les discontinuités produites par le départ des vaisseaux foliaires ne sont plus réparées ; le bois forme alors deux, puis un plus grand nombre de cordons séparés, que l'on peut comparer à autant de faisceaux (fig. 26). Le liber forme toujours un anneau continu à l'extérieur du bois et envoie parfois quelques prolongements entre deux faisceaux ligneux ; à partir de ce moment, la tige de l'Osmonde présente à peu près sa structure ordinaire, le nombre des cordons ligneux augmente seulement tant que la tige s'élargit.

TRICHOMANES ALATUM.

Le prothalle de plusieurs espèces de *Trichomanes* a été étudié par Mettenius ; il se compose d'une petite lame verte allongée, formée d'une seule assise de cellules (p, p_1 fig. 20) ; vers chacune de ses extrémités, un prothalle peut se prolonger par un ou plusieurs filaments *c* formés d'une seule file de cellules ; ces filaments peuvent eux-mêmes s'élargir et former de nouvelles lames aplaties. Les archégones sont portés aussi bien par les parties aplaties que par les filaments, aussi trouve-t-on des plantules sur chacune de ces régions du prothalle.

Les plantules que j'ai étudiées poussaient dans les serres du Muséum sur un vieux tronc d'arbre rapporté de la Martinique ; les plus jeunes que j'ai pu trouver avaient une feuille déjà longue de 7 à 8 millimètres et une racine de moins d'un millimètre de longueur, portant déjà quelques poils radicaux ; la tige était excessivement courte.

La racine présente une structure binaire; il n'y a pas de moelle, les deux faisceaux de bois sont réunis par leur base. Ce n'est que dans une région éloignée du prothalle que la moelle apparaît sur cette première racine, et encore, dans certains cas, les deux faisceaux restent-ils réunis. Dans le passage de la racine à la tige, le nombre des vaisseaux augmente et le bois forme au centre du cylindre central un massif arrondi entouré complètement par le liber (fig. 21). On sait que le cylindre central ne se divise pas chez les *Trichomanes;* dans les parties plus larges, les vaisseaux augmentent encore en nombre, puis s'écartent un peu les uns des autres, de façon à ce que l'ensemble du bois soit formé de vaisseaux mêlés à des cellules de parenchyme non lignifié. A part des changements d'épaisseur qui peuvent encore se produire, la tige a alors atteint sa structure définitive.

ANGIOPTERIS EVECTA.

Les jeunes plantules d'*Angiopteris evecta* sont beaucoup plus grosses que celles des autres Fougères; la première racine a environ un millimètre de diamètre. Cependant le cylindre central est relativement étroit et présente une structure binaire (fig. 27). L'écorce très épaisse est formée de grandes cellules irrégulières; les cellules de l'endoderme portent des ponctuations apparentes, mais leur forme est bien moins régulière que chez les autres Fougères. Ordinairement, il existe entre l'endoderme et la pointe des faisceaux du bois une assise de péricycle, mais parfois le péricycle manque et les faisceaux du bois s'appuient directement contre l'endoderme (fig. 28). Cette absence du péricycle n'est pas générale sur une racine déterminée; dans une série de coupes, quelques-unes seulement présentent cette particularité.

En examinant la figure 29, on voit que le passage de la racine à la tige s'effectue de la façon ordinaire. La jeune tige présente d'abord vers son centre un corps ligneux et arrondi entouré d'un anneau de liber (fig. 30). Dans une partie plus

large et plus jeune de la tige (fig. 31), on voit une moelle assez abondante formée de parenchyme cellulaire et entourée par un anneau de bois assez irrégulier. Le liber, qui forme toujours un anneau continu, est séparé du bois par plusieurs assises de parenchyme. Le péricycle est peu net et manque même par endroits. L'endoderme porte encore des ponctuations, mais les cellules qui le constituent sont encore plus irrégulières que dans la racine ; on ne pourrait les distinguer des cellules voisines sans la coloration que prennent les membranes plissées par les réactifs de la subérine. On comprend très-bien, d'après cette disposition, que la présence de l'endoderme dans la tige des *Angiopteris* ait été niée.

L'écorce est très épaisse et ne renferme aucune partie lignifiée. Dans une coupe transversale, on voit çà et là non seulement la section des pétioles qui n'ont pas encore quitté la tige, mais encore celle des racines qui, comme on le sait, naissent près du sommet et cheminent, avant de sortir, pendant un certain temps dans l'écorce à peu près parallèlement au cylindre central. On peut ainsi constater sur une seule coupe que les premières racines formées ne renferment que deux faisceaux du bois, et qu'ensuite, à mesure que la tige devient plus épaisse, les nouvelles racines formées sont elles-mêmes plus grosses et renferment deux, trois, quatre et même un plus grand nombre de faisceaux.

Le cylindre central de la tige présente donc, à un moment donné, une structure analogue à celle d'une jeune tige d'Osmonde ou de Polypode : au centre, se trouve une moelle formée uniquement de parenchyme, autour de la moelle est un anneau de bois, puis un anneau de liber. Comme chez l'Osmonde, l'anneau du bois se divise ensuite en plusieurs faisceaux distincts, sans que le liber cesse de former à l'extérieur du bois un anneau entouré d'un endoderme unique. Mais cette structure, qui est définitive dans l'Osmonde, n'est que transitoire dans l'*Angiopteris*.

Bientôt, le cylindre central se divise de la façon décrite

pour d'autres espèces et se trouve remplacé par des cordons libéro-ligneux formés chacun de bois complètement entouré de liber. Ces cordons se ramifient ensuite et s'anastomosent sans changer sensiblement de structure. Mais l'endoderme perd ses caractères distinctifs, et il ne m'a pas été possible de le suivre autour de chacun des cordons libéro-ligneux.

Une tige adulte d'*Angiopteris* a donc les mêmes caractères essentiels que les tiges des Fougères ordinaires, telles que le *Pteris*. Le peu de netteté de l'endoderme est le caractère spécial le plus important de la tige de l'*Angiopteris* et des autres Marattiées.

CONCLUSIONS.

En comparant entre elles les diverses descriptions qui viennent d'être faites, on voit qu'il y a dans la formation de la tige des Fougères certains traits communs.

L'épaississement de la tige se produit comme chez les plantes qui ne présentent pas de formations secondaires ; le diamètre d'une portion déterminée de la tige une fois différenciée ne change pas, mais les portions qui se différencient plus tard aux dépens du méristème primitif sont de plus en plus épaisses, jusqu'à ce que la tige ait atteint son diamètre définitif. A partir de ce moment, les parties nouvellement différenciées ont le même diamètre que les parties plus anciennes, et la tige devient cylindrique. Lorsqu'on dit qu'une tige de Fougères s'épaissit, on veut donc dire que les parties nouvelles qui se forment sont plus épaisses que les parties anciennes, et non pas qu'une région déterminée s'épaissit après s'être différenciée.

Dans une tige développée, on devrait donc trouver, si rien n'avait été détruit : 1° vers la base, une région conique dont le sommet s'insérerait sur le prothalle et serait la partie la plus âgée de la tige ; 2° une région cylindrique faisant suite à la partie la plus élargie de la région conique et s'allongeant indéfiniment.

Le passage de la racine à la tige se fait toujours de la même façon. La première racine comprend deux faisceaux du bois et deux faisceaux du liber ; en passant dans la tige, les deux faisceaux du bois se soudent par leur base au centre du cylindrecentral, et les deux faisceaux du liber se réunissent par leurs bords de façon à former un anneau complet autour du bois.

Les parties de la tige qui se forment ensuite sont de plus en plus épaisses et ont une structure de plus en plus complexe; le nombre des vaisseaux du bois augmente. Les tiges de *Trichomanes* et de *Lygodium* s'arrêtent à ce stade de développement et conservent toujours cette structure.

Dans les autres espèces, il se forme, au centre du cylindre central, au milieu du bois, une sorte de moelle qui, dans certains cas, est constituée uniquement par du parenchyme (*Polypodium aureum*, *Osmunda regalis*). Dans d'autres cas (*Pteris aquilina*, *Nephrodium molle*, *etc.*), le tissu qui se forme à l'intérieur du bois est formé d'éléments libériens joints à une quantité plus ou moins grande de cellules parenchymateuses.

Le cylindre central de la tige présente alors les parties suivantes : au centre, une moelle pouvant renfermer une proportion plus ou moins grande de liber ; autour de la moelle, un anneau de bois, puis un anneau de liber, puis le péricycle.

Le départ des faisceaux foliaires vient modifier cette structure. La première feuille s'insère vis-à-vis du faisceau du bois opposé au pied et emporte les trachées qui faisaient partie de ce faisceau. Lorsque le bois forme un anneau, chaque feuille, en prenant un certain nombre de vaisseaux, produit une discontinuité dans l'anneau ligneux ; le nombre des feuilles augmentant, le nombre des discontinuités du bois que l'on verra dans une coupe transversale sera de plus en plus grand. Dans l'Osmonde, la tige conserve indéfiniment une pareille structure. Dans une section transversale, le bois forme un certain nombre de faisceaux rangés suivant un

cercle tout autour de la moelle, et le liber forme un anneau continu à l'extérieur du bois; l'endoderme ne se divise jamais et entoure le cylindre central comme chez les Phanérogames.

Mais, chez les autres Fougères, il n'en est pas de même. Lorsque le bois a été divisé en deux ou plusieurs cordons distincts, chacun de ces cordons s'entoure plus ou moins complètement de liber, et l'endoderme se divise en plusieurs parties de manière à entourer séparément chaque cordon libéro-ligneux. Le cylindre central, en se divisant, a ainsi formé un certain nombre de cordons libéro-ligneux entourés chacun d'un endoderme spécial.

L'endoderme se divise donc de façon à former dans une section transversale plusieurs contours fermés; chacun de ces endodermes spéciaux entoure un cordon libéro-ligneux dont la structure varie suivant les genres. Ordinairement le liber entoure complètement le bois; plus rarement (Polypode), on trouve seulement du liber à l'intérieur et à l'extérieur du bois par rapport au centre de la tige.

Les cordons libéro-ligneux provenant de la division du cylindre central se ramifient ensuite, augmentent en nombre et s'anastomosent à mesure que le diamètre de la tige augmente. Lorsque le diamètre de la tige n'augmente plus, le nombre des cordons libéro-ligneux reste constant. La tige de la Fougère présente alors sa structure définitive, qui est connue.

EXPLICATION DES PLANCHES

Notations communes à beaucoup de figures : *e*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois.

PLANCHE I

PTERIS AQUILINA.

Fig. 1. — Tige très jeune; les parties lignifiées sont teintées en gris; *t*, tige; *p*, pied; *r*, racine; f_1, première feuille; f_2, seconde feuille; r_1, commencement de la première racine latérale.

Fig. 2. — Coupe transversale de la racine en *r* (fig. 1).
Fig. 3. — Coupe transversale de la tige en *t* (fig. 1).
Fig. 4. — Coupe transversale de la tige faite dans une partie plus jeune et plus large; l_1, liber interne.
Fig. 5, 6, 7 et 8. — Différentes phases de la division du cylindre central. Dans la figure 8, une partie de l'écorce E, entourée par un endoderme e_2, se trouve au centre de la section; e, e_1, e_2, endoderme; p, p_1, p_2, péricyle; l, l_1, l_2, liber; b, b_1, bois.

NEPHRODIUM MOLLE.

Fig. 9. — Jeune tige; t, tige; p, pied; r, racine; f_1, première feuille; f_2, seconde feuille; r_1, première racine latérale.
Fig. 10. — Coupe transversale dans la tige où l'on voit déjà le liber interne l_1.

POLYPODIUM AUREUM.

Fig. 11. — Jeune plantule; t, tige; l, première racine.
Fig. 12. — Jeune tige; les parties ligneuses sont colorées en gris; t, t_1, t_2, tige; p, pied; r, racine; f_1, première feuille; f_2, seconde feuille.
Fig. 13. — Coupe transversale de la racine.
Fig. 14. — Coupe transversale de la tige en t (fig. 12).
Fig. 15. — Coupe transversale de la tige en t_1 (fig. 12); m, moelle.
Fig. 16. — Coupe transversale de la tige en t_2 (fig. 12); m, moelle.
Fig. 17, 18, 19. — Différentes phases de la division du cylindre central; a, cellules de parenchyme qui se trouvent entre le bois et le liber l, l_1.

PLANCHE II

TRICHOMONES ALATUM.

Fig. 20. — Jeune plantule encore fixée sur le prothalle p, p_1; c, filaments qui réunissent les deux parties du prothalle p et p_1; t, tige; r, racine; f, première feuille.
Fig. 21. — Coupe transversale d'une jeune tige.

OSMUNDA REGALIS.

Fig. 22. — Coupe transversale dans la première racine, un peu au-dessous du pied.
Fig. 23. — Coupe transversale de la tige, un peu au-dessus du pied.
Fig. 24, 25 et 26. — Coupes transversales de la tige dans des parties de plus en plus éloignées du pied; m, moelle.

ANGIOPTERIS EVECTA.

Fig. 27 et 28. — Coupes transversales de la première racine, un peu au-dessous du pied; dans la figure 28, il n'y a pas de péricycle.
Fig. 29, 30 et 31. — Coupe transversale de la tige dans des parties de plus en plus éloignées du pied; m, moelle.

RECHERCHES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

SUR LES BRACTÉES DE

L'INVOLUCRE DES COMPOSÉES

Par M. L. DANIEL.

INTRODUCTION

Le présent travail a pour objet principal l'étude anatomique des bractées de l'involucre dans les Composées de la flore de France et l'application de cette étude à la classification.

On sait que la famille des Composées, une des plus nombreuses du règne végétal, est en même temps une des plus homogènes dans ses caractères essentiels. De là les nombreuses difficultés que l'on éprouve à bien délimiter les genres, ou même les tribus, car l'on ne peut s'appuyer, en morphologie externe, que sur des caractères secondaires de minime valeur et que leur peu de fixité rend très souvent incertains et d'une application difficile.

Tels sont : la présence ou l'absence d'aigrette, l'aigrette sessile ou pédicellée, le nombre des bractées ou des verticilles de l'involucre et leur disposition ; l'état nu ou paléacé du réceptacle, sa forme plane ou convexe; la forme du fruit, etc.

Ces caractères, bien nets dans les types extrêmes, ne le sont pas dans les types intermédiaires. Ainsi l'aigrette manque dans les *Lampsana, Anthemis nobilis*, etc.; mais n'est-ce

pas une aigrette rudimentaire que la couronne qui revêt la graine des *Arnoseris*, *Cichorium*, *Anthemis arvensis*, etc.? Dans le genre *Scolymus*, une espèce, *S. maculatus*, a son fruit nu; l'autre, *S. hispanicus*, a le sien muni d'une sorte d'aigrette formée de trois paillettes. Dans une même espèce, on trouve parfois des graines aigrettées ou non : *Tolpis*, *Thrincia*, *Doronicum*, *Centaurea*, etc. Cette simple particularité a même valu en grande partie au *Crepis pulchra* d'être érigé en genre *Phæcasium*.

L'état sessile ou pédicellé de l'aigrette est-il plus constant? Différents fruits d'*Hypochæris* ont les uns une aigrette sessile, les autres une aigrette pédicellée. Le genre *Crepis* contient des espèces où l'aigrette est presque pédicellée (*Barkhausia*), et d'autres où elle est sessile.

L'état scabre ou plumeux des rayons de l'aigrette n'a pas plus de valeur; les *Leontodon* peuvent présenter à la fois les deux états.

La forme du fruit, la présence ou l'absence de soies ou paillettes sur le réceptacle, donnent lieu à des remarques analogues. Les *Chrysanthemum segetum*, *C. Myconis* et *C. coronarium* ont été érigés en genre parce que leurs fruits sont de deux formes.

Le réceptacle des *Hieracium* peut être nu ou garni de soies ; il en est de même des *Cichorium*, *Helichrysum*, etc. Dans les *Pyrethrum* le réceptacle, *plan* ou *convexe*, est nu ou parfois muni de paillettes; par exception, certains *Matricaria* donnent lieu à une remarque analogue, etc.

Rien n'est plus variable que le nombre des bractées de l'involucre ou de leurs verticilles. Quant à la division de ces involucres en caliculés et imbriqués, on est loin de s'entendre sur la valeur de ces termes. Guépin (1) considère, par exemple, l'involucre des *Crepis* comme caliculé, celui des *Barkhausia* comme imbriqué. La *flore d'Indre-et-Loire* (2) donne le genre *Crepis* comme imbriqué, le genre *Barkhausia*

(1) *Flore de Maine-et-Loire*, Paris, 1838.
(2) Publiée par une société de botanistes, Tours, 1833.

comme caliculé. Enfin Boreau (1) tranche la difficulté en considérant ces deux involucres comme imbriqués.

Ces critiques, que je pourrais multiplier, montrent combien il est indispensable d'avoir recours à des caractères plus fixes. On les a cherchés dans l'anatomie des organes végétatifs, mais leur structure est elle-même si peu variable qu'elle n'a pu être utilisée avec fruit en classification.

Personne, à ma connaissance, ne s'est occupé de l'histologie des bractées de l'involucre. Probablement l'uniformité de structure observée dans la tige et la feuille a-t-elle détourné l'attention des anatomistes des bractées florales, d'autant plus intéressantes pourtant que leur forme extérieure, leur nombre et leur disposition ont été très fréquemment utilisés pour la diagnose des genres.

J'ai essayé de combler cette lacune, et loin de trouver dans ces bractées l'uniformité de structure à laquelle on se serait attendu, j'y ai constaté au contraire une série de variations intéressantes, qui formeront de bons caractères taxinomiques.

Des caractères observés, il faut faire deux parts : les uns sont constants et se retrouvent dans tous les involucres; ils ne peuvent servir en classification, à cause de leur généralité même; ils ont trait à l'orientation. Les autres varient suivant les genres, mais sont assez constants dans un même genre pour devenir caractéristiques; ils sont une conséquence du rôle de protection que jouent les involucres vis-à-vis des organes reproducteurs.

Chacun de ces groupes fera l'objet d'un chapitre spécial.

Dans le premier chapitre, je décrirai tout ce qui se rapporte à la classification, c'est-à-dire la nature et les dispositions topographiques des tissus de soutien.

Pour faciliter les recherches comparatives de morphologie interne et externe, je suivrai dans mes descriptions l'ordre générique adopté dans le Prodrome de De Candolle.

(1) *Flore du centre de la France*, Paris, 1857.

J'appliquerai ensuite les caractères observés à la classification, en recherchant les affinités de chaque genre et la véritable place que lui assigne la structure anatomique.

Je m'empresse de dire que je n'ai nullement la prétention de résoudre tous les problèmes de la classification des Composées par la structure des bractées de l'involucre. Je considère simplement les caractères anatomiques comme d'utiles auxiliaires qui peuvent souvent délimiter les genres douteux et justifier ou infirmer certains rapprochements basés exclusivement sur la morphologie externe.

Dans le second chapitre, j'aborderai l'étude des phénomènes très généraux que produisent les variations dans l'orientation des organes foliaires.

Contrairement aux feuilles végétatives qui sont le plus souvent horizontales, les bractées des Composées sont généralement verticales, imbriquées, appliquées les unes contre les autres ou contre les fleurs. Il résulte de cette disposition des éclairements divers auxquels correspondent des variations remarquables dans la situation topographique des parenchymes, des lacunes, de la chlorophylle et des stomates.

En outre, le contenu des cellules varie avec l'éclairement; les régions chlorophylliennes ont rarement de l'inuline : cette substance est particulièrement abondante dans les régions incolores. Je placerai donc ici l'étude sur la présence et le rôle de l'inuline dans les capitules des Composées.

Un de ces phénomènes généraux, la distribution inverse de la chlorophylle dans les bractées par rapport aux feuilles soulève une question intéressante. Très souvent la partie la plus chlorophyllienne du parenchyme est séparée de l'épiderme par une bande épaisse de stéréome. L'assimilation est-elle malgré cela plus accentuée sur cette face que sur l'autre, en un mot, *le sclérenchyme est-il transparent pour l'assimilation?*

Je ferai suivre les descriptions précédentes des expériences physiologiques qui m'ont permis de résoudre cette question.

Par analogie, j'ai recherché l'influence de l'orientation dans les bractées des involucres d'un grand nombre d'autres familles : Dipsacées, Campanulacées, Caryophyllées, Ombellifères, etc.; dans les spathes des Monocotylédones, les bractées mères des fleurs des épis, les sépales des calices.

D'autre part, j'ai comparé entre elles les parties diversement orientées d'une même feuille : gaine et limbe, base des feuilles sessiles, stipules engainantes, etc. La description des résultats obtenus terminera le second chapitre.

Enfin je terminerai par les conclusions générales de cette étude, qui sera ainsi divisée :

I. Morphologie comparée des bractées des Composées, et application à la classification.

II. Structure des bractées et des feuilles par rapport à leur orientation.

III. Conclusions générales.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE COMPARÉE DES BRACTÉES DES COMPOSÉES ET APPLICATION A LA CLASSIFICATION.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la coupe d'une feuille de Composée, et de la comparer à celles des bractées de l'involucre (pl. III à VII), pour voir les différences remarquables qu'offre l'appareil de soutien dans ces deux organes. Ces différences se retrouvent, à quelques variantes près, dans toutes les Composées.

Très réduit ou nul dans la feuille, le stéréome est, d'une manière générale, très développé dans les bractées. Il est formé, soit par du collenchyme, soit surtout par du parenchyme scléreux, ou par du sclérenchyme.

Abstraction faite de la nature de ses éléments, ses dispositions topographiques peuvent se ramener aux trois types classiques :

1° Le stéréome appartient exclusivement à l'appareil tégumentaire. Pour cela il faut et il suffit que les tissus qui le composent touchent à l'épiderme (fig. 54, 56, etc., pl. VI; fig. 1, pl. III, etc.). Je désignerai ce type sous le nom de *stéréome hypodermique*.

2° Il appartient à l'appareil conducteur seul, et alors il forme une couronne ou des arcs annexés aux faisceaux, ou bien encore il fait partie intégrante du faisceau, à l'état de bande séparant le bois et le liber, ou de fibres isolées, disséminées dans le système libéro-ligneux. Ce type s'appellera le *stéréome fasciculaire* (fig. 51, pl. IV; fig. 76, pl. V, etc.).

3° Enfin, le stéréome peut former des bandes ou des îlots disséminés dans l'intérieur des parenchymes; il est alors indépendant de l'appareil conducteur et de l'appareil tégumentaire; sa situation est plus ou moins médiane par rapport aux coupes des bractées; pour cette raison, je le désignerai sous le nom de *stéréome médian* (fig. 39, 42, pl. IV, etc.).

Ces trois types, souvent distincts, peuvent aussi se confondre en partie, et former par leurs combinaisons des séries de dispositions variées. Si l'on ajoute les variations de leurs éléments constituants, suivant les plantes observées, on saisit aussitôt tout le parti qu'on en peut tirer en classification.

Une remarque générale s'impose tout d'abord : il est absolument indispensable de bien préciser le niveau des coupes et le rang des bractées, considérées comme typiques.

On sait que les bractées, étant des feuilles modifiées, présentent une gaine, un pétiole et un limbe, le tout plus ou moins rudimentaire et plus ou moins distinct.

En général, le limbe persiste dans les bractées externes seules, et encore dans un nombre restreint de capitules. Le pétiole se distingue assez facilement de la gaine, dans les bractées externes et moyennes de l'involucre, par sa forme arrondie et son rabattement précoce ou tardif. Mais, dans les bractées internes, cette distinction est plus difficile. La

gaine, en effet, nulle ou peu développée dans les bractées externes, s'accentue constamment dans les verticilles suivants, et finalement elle forme à elle seule la presque totalité des bractées internes, aplaties dans toute leur longueur; son développement est en raison inverse de celui du limbe.

Or, si l'on fait passer des coupes par la gaine, le pétiole ou le limbe d'une même bractée, fig. 70 à 76, pl. V, on les trouve généralement différentes au point de vue des tissus de soutien. Le stéréome est toujours plus développé dans la partie correspondant à la gaine; dans la région pétiolaire, on constate une réduction sensible, et finalement, dans le limbe, comme dans les feuilles ordinaires, il est très réduit ou nul.

Comme le stéréome est le principal caractère sur lequel je m'appuie pour classer les Composées, j'ai pris pour type de structure des bractées la partie où il est le plus accentué, c'est-à-dire la gaine. Mais, à cause de l'inégalité de développement de la gaine suivant le rang des bractées dans les involucres multisériés, il est nécessaire de prendre celles où elle est le plus accusée, autrement dit les plus internes.

Dans les involucres unisériés, toutes les bractées ont même forme et sont disposées de la même manière; toutes sont également typiques, quoique la gaine y soit parfois peu développée.

Dans les involucres bisériés, la gaine est plus nette dans le verticille interne que dans l'externe, parfois foliacé. Dans les involucres multisériés, plusieurs verticilles externes ont une gaine rudimentaire, mais il y a aussi un grand nombre de verticilles internes où la gaine est très marquée et par suite la coupe typique.

La structure des bractées externes, où prédominent le pétiole et le limbe, sera utilisée seulement comme caractères secondaires, lorsque la structure des bractées internes ne fournira pas de différences suffisantes.

Enfin il peut arriver que, dans certains capitules, les bractées de l'involucre n'acquièrent qu'assez tard leur struc-

ture définitive, relativement au stéréome : *Cichorium Intybus*, etc. Il est donc indispensable de prendre des capitules complètement développés, sinon l'on s'exposerait parfois à considérer comme dépourvues de stéréome des plantes chez lesquelles il se développe très tard.

Ces variations de structure font comprendre comment j'ai été amené à choisir dans des capitules complètement développés les bractées internes les plus épaisses et à prendre la base comme niveau invariable de mes coupes, lorsque j'ai cherché à appliquer les caractères de cette structure à la classification.

I. — CHICORACÉES.

1. *Catananche cærulea* L. — L'involucre de cette plante est multisérié. La bractée la plus épaisse et typique est celle du quatrième verticille en allant de l'extérieur vers l'intérieur.

La coupe de cette bractée (fig. 1, pl. III) présente une bande hypodermique inférieure complète, formée de fibres épaisses de sclérenchyme. Au-dessus se trouve le parenchyme dense, arrondi, le plus chlorophyllien, puis un parenchyme lacuneux, d'aspect collenchymateux au voisinage de l'épiderme supérieur. Ce dernier est plus cutinisé que l'inférieur.

Il n'y a pas de stéréome fasciculaire.

Les bractées mères des fleurs, soies ou paillettes, sont très réduites; elles sont formées d'un petit nombre de cellules de parenchyme incolore avec un faisceau rudimentaire ou nul.

2. *Cichorium Intybus* L. — L'involucre bisérié de *Cichorium* est très curieux en ce sens que les tissus de soutien y apparaissent très tard. Dans les capitules qui viennent de défleurir, les bractées internes ont à la face inférieure du parenchyme arrondi chlorophyllien ; à la face supérieure, un

parenchyme lacuneux qui est collenchymateux au voisinage de l'épiderme; entre les deux, il y a une bande de parenchyme incolore dans laquelle sont situés les faisceaux.

Mais si l'on prend un capitule où les fruits sont presque mûrs, la bande incolore est devenue fibreuse, les fibres sont plus épaisses dans la région *aa* qu'en *bb* (fig. 16, pl. III); au-dessus de *bb*, elles ne tardent pas à disparaître pour faire place à un parenchyme d'abord incolore, puis chlorophyllien.

Le stéréome fasciculaire est formé par deux arcs de sclérenchyme également développés dans le faisceau médian; dans les latéraux, c'est l'arc supérieur qui prédomine. Ces arcs sont très distincts dans la partie *bb* (fig. 16 et 18, pl. III), parce qu'à ce niveau ils font saillie hors de la bande et que leurs fibres sont beaucoup plus épaisses. Dans la région *aa* (fig. 16 et 17, pl. III), les fibres de la bande et celles des arcs sont semblables; les arcs ne font plus saillie, et les deux stéréomes sont confondus.

3. *Tolpis barbata* Willd. — L'involucre imbriqué comprend deux sortes de bractées : les internes droites et serrées (fig. 6, pl. III); les externes lâches, étalées et falciformes (fig. 3, pl. III). La structure anatomique en est bien différente.

Les bractées externes, celles du troisième verticille par exemple, sont à leur base *aa* (fig. 3 et 4, pl. III) presque entièrement formées par du parenchyme scléreux englobant les faisceaux. Le parenchyme chlorophyllien très réduit est rejeté sur les côtés. Dans la portion rabattue *bb* (fig. 3 et 5, pl. III), la coupe, à part l'étendue plus grande du parenchyme chlorophyllien, reste sensiblement la même.

La coupe de la base *aa* des bractées internes (fig. 6 et 7, pl. III), est bien différente. On y voit une bande hypodermique inférieure formée de deux parties : du parenchyme aqueux incolore, légèrement scléreux surtout au voisinage du faisceau médian, réunit deux îlots très allongés de sclérenchyme. Sous l'épiderme supérieur épaissi le parenchyme lacuneux est collenchymateux.

Le stéréome fasciculaire n'est pas représenté.

4. *Hedypnois rhagadioloides* Willd., var. *polymorpha* DC. — Dans les bractées internes de l'involucre, le stéréome hypodermique et inférieur est formé par une bande très développée de parenchyme aqueux, occupant au moins la moitié de l'épaisseur de la bractée. A la face supérieure de ce parenchyme incolore, on trouve un certain nombre de cellules plus petites, inégalement scléreuses. Ce qui donne à cette coupe (fig. 21, pl. III) un cachet particulier, c'est que ces cellules scléreuses, parfois fibreuses, se confondent en partie avec les arcs inférieurs des faisceaux latéraux, arcs disposés en éventail, de telle sorte que le tout forme une bande assez incomplète.

Le stéréome fasciculaire est très développé dans le faisceau médian. Outre un arc inférieur fibreux très distinct et éloigné de la bande rudimentaire, ce faisceau possède du parenchyme scléreux qui l'entoure et le pénètre. Les faisceaux latéraux n'ont que l'arc inférieur.

5. *Hyoseris radiata* L. — La coupe des bractées internes de l'involucre donne un épiderme inférieur au-dessus duquel est situé le parenchyme dense chlorophyllien. Vient ensuite une série d'îlots fibreux plus ou moins distincts entre eux et réunis en face le faisceau médian par du parenchyme scléreux. Le stéréome est médian (fig. 13, pl. III).

Le parenchyme supérieur lacuneux est petit et collenchymateux sous l'épiderme fortement cutinisé.

Le stéréome fasciculaire très développé comprend des anneaux complets de parenchyme très scléreux entourant chaque faisceau et touchant à la bande.

6. *Arnoseris pusilla* Gærtn. — L'involucre unisérié est formé par des bractées verruqueuses soudées. Leur coupe (fig. 14, pl. III) montre un stéréome formé d'îlots médians nettement séparés entre eux et isolés des faisceaux.

En face chacun des faisceaux, on voit un prolongement verruqueux de parenchyme aqueux incolore qui rappelle assez celui du *Zacintha verrucosa*, et donne à la coupe un aspect spécial et caractéristique.

Le stéréome fasciculaire n'existe pas.

7. *Lampsana communis* L. — L'involucre unisérié est formé de bractées libres dont la coupe (fig. 15, pl. III) fournit une bande fibreuse médiane peu distincte des faisceaux latéraux dont le bois paraît en faire partie, tandis qu'elle s'incurve pour former en face d'eux une sorte d'arc inférieur.

Le faisceau médian seul est distinct de la bande; il possède un arc supérieur fibreux, et il est entouré par du parenchyme scléreux.

Le parenchyme supérieur ne présente de lacunes que dans la région basilaire de la bractée ; la chlorophylle y est presque aussi abondante qu'à la face inférieure.

8. *Hypochæris*. — L'involucre multisérié a des bractées internes allongées dont la coupe donne une bande hypodermique inférieure formée de parenchyme aqueux incolore. Ce parenchyme se compose de cellules de deux sortes : les inférieures sont larges, polyédriques et occupent la presque totalité de l'hypoderme ; au voisinage du parenchyme chlorophyllien, les cellules sont très petites et rappellent les fibres des bractées internes de *Tolpis* et autres Chicoracées analogues. Mais ces cellules n'ont pas épaissi leurs membranes, et la bande reste à l'état rudimentaire. Elles contiennent du latex.

Le stéréome fasciculaire est représenté dans le faisceau médian seulement par un arc inférieur formé par des fibres dans *H. glabra*, et par du parenchyme scléreux dans *H. radicata* (fig. 22, pl. III).

9. *Seriola ætnensis* L. — La coupe de la bractée interne de l'involucre (fig. 20, pl. III) offre la même disposition que celle

des *Hypochæris*, mais les petites cellules laticifères de la bande se sont partiellement épaissies, ainsi que le parenchyme voisin, de façon à former une bande presque complète de parenchyme scléreux. L'épaississement est surtout marqué à la face inférieure, mais aucune cellule n'arrive à l'état fibreux.

Le stéréome fasciculaire est représenté par un arc inférieur de parenchyme très scléreux, presque fibreux. Comme toujours, l'épiderme supérieur est plus fortement cutinisé que l'inférieur, et le parenchyme lacuneux est plus petit et collenchymateux à son voisinage.

10. *Leontodon* et *Thrincia*. — Ces deux genres ont une structure anatomique si voisine qu'ils ne méritent pas d'être décrits séparément (1). La disposition de la bande hypodermique est la même que celle des *Hypochæris;* les petites cellules sont lignifiées dans le *L. autumnalis* L.; mais elles ne le sont pas dans les *L. alpinus* Willd., *L. hispidus* L. et *Thrincia hirta* (fig. 22, pl. III).

Le stéréome fasciculaire varie suivant les espèces; il est représenté dans le faisceau médian seulement par deux arcs: le supérieur formé de parenchyme scléreux, l'inférieur fibreux, dans le *L. alpinus;* dans le *L. autumnalis*, l'arc inférieur seul persiste sous forme de quelques cellules scléreuses, qui ne se différencient plus dans les *L. hispidus* et *Thrincia hirta*.

11. *Picris hieracioides* L. — Comme structure anatomique de ses bractées, ce genre se rapproche absolument des précédents (fig. 22, pl. III). Il ne s'en distingue guère que par un hypoderme plus épais, dont les cellules s'épaississent légèrement en face la nervure médiane beaucoup plus saillante, par un arc inférieur rudimentaire et surtout par son épi-

(1) C'est à peine si l'on peut différencier le *Thrincia hirta* par des détails minimes, tels que les ailes contournées de la partie supérieure de ses bractées, et le moindre développement de l'hypoderme.

derme inférieur pourvu d'un véritable tapis de papilles et de poils fourchus.

12. *Helminthia echioides* Gærtn. — On ne peut distinguer anatomiquement l'*Helminthia* du *Picris* que par les bractées foliacées du verticille externe, qui présentent dans leur partie élargie la structure hétérogène normale, lorsque dans les *Picris,* la structure renversée se maintient dans toute l'étendue de la bractée (fig. 22, pl. III, abstraction faite de l'arc).

13. *Urospermums picroide* Desf. — *Scorzonera humilis* L. — *Tragopogon pratensis* L. — *Podospermum laciniatum* DC. — Ces espèces appartenant à quatre genres différents ont une structure anatomique presque identique. L'hypoderme non saillant est formé en face la nervure médiane par une bande de parenchyme aqueux incolore, dont les cellules sont toutes égales; la différenciation en cellules internes plus petites n'a pas lieu comme dans les genres précédents. L'épaississement des cellules incolores se fait légèrement dans les *Scorzonera* et *Tragopogon;* les membranes sont minces dans l'*Urospermum*. Le parenchyme lacuneux de la face supérieure est collenchymateux, et quelques-unes de ses cellules sont parfois légèrement scléreuses (fig. 25, pl. III).

Le stéréome fasciculaire est représenté par un arc supérieur dans les *Tragopogon;* cet arc n'existe pas dans les autres genres. Le faisceau médian de l'*Urospermum* est entouré par un anneau distinct de cellules incolores. Il est moins développé que les latéraux.

13. *Geropogon labrum* L. — Quoique l'allure anatomique des bractées de *Geropogon* soit celle des genres précédents, la coupe s'en distingue par l'extrême réduction de la bande hypodermique, qui n'est plus représentée qu'en face le faisceau médian par un peu de parenchyme incolore. C'est la plus dégradée des Chicoracées, comme stéréome.

Partout ailleurs l'épiderme inférieur est bordé par du

parenchyme palissadique, beaucoup plus chlorophyllien que celui de la face supérieure, qui est arrondi et lacuneux.

Il n'y a pas de stéréome fasciculaire.

14. *Chondrilla juncea* L. — La coupe des bractées internes de *Chondrilla* se rapproche des précédentes par sa bande non saillante en face la nervure médiane, mais elle s'en différencie par la présence, à la face supérieure de l'hypoderme, de petites cellules laticifères qui représentent une bande fibreuse très rudimentaire. Sous l'épiderme supérieur cutinisé, on trouve du parenchyme lacuneux collenchymateux, avec quelques cellules scléreuses, qui forment une bande hypodermique supérieure très rudimentaire (fig. 24, pl. III).

Le stéréome fasciculaire est nul.

15. *Taraxacum Dens-Leonis* Desf. — L'involucre bisérié a des bractées internes verticales dont la coupe a un cachet particulier. Il y a une bande hypodermique inférieure de parenchyme aqueux incolore; mais cette bande est sinueuse, plus développée en face les faisceaux médian et latéraux. A la partie supérieure des bractées se développent des ailes contournées, bifides, formées de parenchyme incolore, dont la disposition rappelle celle du *Thrincia hirta*.

Le stéréome fasciculaire forme un arc supérieur rudimentaire annexé au faisceau médian (fig. 26, pl. III).

16. *Lactuca.* — Abstraction faite des petites cellules de l'hypoderme, qui n'existent pas, la coupe de tous les *Lactuca*, y compris le *L. muralis* Fres. et le *L. viminea* Lamk. rappelle complètement celle du *Chondrilla*. Les cellules sous-épidermiques scléreuses de la face supérieure sont plus développées cependant et l'épiderme supérieur est fortement cutinisé, surtout en face des faisceaux.

Le stéréome fasciculaire ne se rencontre que dans le *L. perennis* L., où il est représenté par un arc supérieur et une bande fibreuse intercalée entre le bois et le liber, dans les plus gros faisceaux seulement.

17. *Prenanthes purpurea* L. — La coupe des bractées de cette plante est absolument identique à ce qu'on observe chez le *Chondrilla* comme disposition du stéréome. Les petites cellules laticifères sont plus nombreuses dans la bande hypodermique, et les cellules scléreuses isolées sous l'épiderme supérieur rappellent celles des *Lactuca* (fig. 24, pl. III).

On rencontre dans les bractées de son involucre quelques rares cristaux d'inuline, ce qui la distingue de toutes les autres Chicoracées. Le stéréome fasciculaire est nul.

18. *Sonchus*. — Le genre *Sonchus* rappelle complètement les *Picris* par la nature et la disposition de son hypoderme, formé de petites cellules laticifères disséminées à la partie supérieure du parenchyme aqueux très développé vis-à-vis la nervure médiane.

Le *S. asper* Willd. et le *S. oleraceus* L. peuvent se distinguer des *Picris* par l'absence complète de papilles et de poils ; le *S. arvensis* seul présente de nombreux poils capités, mais non fourchus (fig. 23, moins l'hypoderme supérieur, pl. III).

Le stéréome fasciculaire manque complètement.

19. *Mulgedium alpinum* Less. — Les bractées internes du *Mulgedium* fournissent une coupe qui diffère seulement de celle des *Sonchus* par un à deux rangs de cellules scléreuses disposées à la face supérieure dans la région médiane (fig. 23, pl. III). Ces cellules sont plus accentuées que dans les *Lactuca* et les *Prenanthes*, mais elles n'arrivent pas à l'état fibreux. Elles ne sont bien nettes que dans les capitules à maturité.

Le stéréome fasciculaire n'est pas représenté.

20. *Picridium vulgare* Desf. — Le stéréome des bractées internes de l'involucre est hypodermique inférieur ; il forme une bande complète ayant l'allure de celle du *Seriola*, mais cette bande est formée de trois parties qui passent de l'une à

l'autre par d'insensibles transitions; les cellules sous-épidermiques assez grandes forment une première assise; viennent ensuite des cellules plus petites légèrement scléreuses, qui composent la deuxième assise surmontée de la troisième formée de deux à trois rangs de fibres peu accusées (fig. 19, pl. III).

Le *Picridium* est surtout intéressant parce qu'on peut observer la transformation complète et graduée du parenchyme aqueux polyédrique en parenchyme scléreux plus petit et finalement en fibres de sclérenchyme.

Cette transformation est ébauchée dans les *Seriola* et *Leontodon autumnalis*, où les cellules atteignent plus ou moins l'état de parenchyme scléreux; elle est indiquée seulement dans les genres *Picris*, *Sonchus*, *Prenanthes*, etc., où la différenciation s'arrête à la forme plus petite des cellules internes de l'hypoderme, mais leurs membranes restent minces.

Le stéréome fasciculaire manque dans le genre *Picridium*.

21. *Zacintha verrucosa* Gærtn. — L'examen d'une coupe de bractée interne de l'involucre montre la prédominance des tissus de soutien. Ils sont représentés par une bande très épaisse, fibreuse, complète, qui le plus souvent touche latéralement aux épidermes, et se trouve séparée de l'épiderme inférieur, au niveau de la nervure médiane, par un épais fuseau de parenchyme aqueux polyédrique qui constitue la verrue caractéristique de cette plante.

Au voisinage du faisceau médian, il y a quelque peu de parenchyme chlorophyllien dense, puis du parenchyme lacuneux très petit et collenchymateux au voisinage de l'épiderme supérieur fortement épaissi (fig. 8 et 9, pl. III).

Il n'y a pas de stéréome fasciculaire.

22. *Pterotheca nemausensis* Cass. — Cette plante ne diffère du genre suivant que par le stéréome fasciculaire, qui est représenté par un arc inférieur au faisceau médian et aux deux plus gros latéraux.

23. *Crepis*. — Le genre *Crepis* offre un même type général de structure dans les bractées internes de l'involucre, à part quelques différences pouvant devenir caractéristiques de quelques-unes de ses nombreuses espèces.

Les plus développés au point de vue du stéréome hypodermique sont les *Crepis* de la section *Barkhausia*. Dans les *B. alpina*, *B. rubra*, *B. fætida*, on trouve une bande hypodermique supérieure épaisse en face le faisceau médian, nulle sur les côtés; elle est exclusivement fibreuse, et l'épiderme supérieur ne s'en distingue aucunement partout où elle existe; une bande hypodermique inférieure absolument semblable à celle de la bractée interne du *Tolpis* complète l'appareil de soutien (fig. 10, pl. III).

Une coupe dans la région moyenne de ces mêmes bractées montre la bande supérieure réduite à un arc supérieur scléreux annexé au faisceau médian.

Dans les *B. taraxacifolia* et *B. setosa*, la bande supérieure n'existe plus; l'arc supérieur ne s'est même pas différencié.

Les *Crepis* de la section *Endoptera* sont assez différents. La bande supérieure est réduite à du parenchyme ou collenchymateux ou légèrement scléreux; l'inférieure est formée de trois parties distinctes superposées : du parenchyme aqueux polyédrique, surmonté par du parenchyme scléreux fortement épaissi qui réunit les îlots fibreux intercalés entre les faisceaux.

En outre le stéréome fasciculaire est assez développé. Dans le faisceau médian, il est représenté par deux arcs scléreux et une bande de sclérenchyme intercalée entre le bois et le liber, les faisceaux latéraux touchent à l'hypoderme par leur liber et sont dépourvues de stéréome.

Le *Crepis pulchra* L. (*Phæcasium* Cass.) n'a pas de bande supérieure; l'inférieure est exactement celle des *Barkhausia*, mais moins développée et formée d'îlots plus nombreux de fibres moins épaisses. En revanche, le stéréome fasciculaire est très accusé. Les faisceaux sont entourés par une cou-

ronne de sclérenchyme; le médian seul possède une bande fibreuse intercalée entre le bois et le liber (fig. 12, pl. III).

Les *C. succisæfolia*, *virens* et *tectorum* ne se distinguent guère du précédent que par leur stéréome fasciculaire très réduit; le faisceau médian seul possède un arc supérieur peu accusé (fig. 11, pl. III).

Le *C. grandiflora* diffère des autres *Crepis* par l'absence totale du stéréome fasciculaire, l'hypoderme restant bien caractérisé.

Mais dans les *C. paludosa* et *montana*, dont on a fait le genre *Soyeria*, on ne trouve plus trace de sclérenchyme. Dans le *C. paludosa*, on rencontre une structure de la bande analogue à celle des *Prenanthes purpurea* ou du *Chondrilla*, mais un peu plus accentuée.

La structure du *Crepis montana* rappelle au contraire celle d'un *Hieracium*. Dans ces deux *Crepis*, les laticifères et les cellules voisines du parenchyme aqueux ne se sont pas transformées en sclérenchyme (1).

(1) On pourrait établir ainsi la diagnose anatomique des Crepis cités ci-dessus :

CREPIS.
- Deux bandes hypodermiques, la supérieure moins étendue...................... *Barkhausia.* { *B. alpina.* *B. fætida.* *B. rubra.*
- Une seule bande en partie fibreuse située à la face inférieure.
  - formée de trois parties différentes et presque complète.......... *Endoptera.*
  - formée de deux parties seulement.
    - Couronne scléreuse aux faisceaux............ *C. pulchra.*
    - Des arcs seulement.
      - Arcs supérieurs aux trois principaux faisceaux. *Pterotheca.*
      - Un arc supérieur au faisceau médian seul....... { *C. succisæfolia.* *C. virens.* *C. tectorum.*
    - Absence complète de stéréome fasciculaire.... { *Barkhausia.* { *B. setosa.* *B. taraxacifolia.* ; *Crepis grandiflora.*
- Absence complète de sclérenchyme...... { *C. montana.* *C. paludosa.*

24. *Hieracium.* — Ce genre, si variable dans ses caractères spécifiques extérieurs, est au contraire remarquable par l'uniformité de la structure anatomique des bractées de l'involucre. Le plan général du stéréome rappelle celui des *Picris* et des *Sonchus*. On ne peut guère les en différencier que par les poils étoilés qui tapissent l'épiderme inférieur, accompagnés de très nombreuses papilles. Le stéréome fasciculaire manque.

Les variations spécifiques portent seulement sur l'étendue et l'abondance des lacunes du parenchyme de la face supérieure.

Il faut réunir aux *Hieracium* les *Andryala*, qui ont une structure anatomique identique.

25. *Scolymus.* — L'involucre du *Scolymus* comprend des bractées externes stériles et des bractées internes fertiles. La coupe des internes est toute spéciale, à cause des ailes membraneuses qui se développent à la face supérieure de la bractée de manière à envelopper complètement le fruit qui y est soudé (fig. 2, pl. III).

On trouve une bande hypodermique inférieure formée de parenchyme aqueux et de plusieurs rangs de fibres peu épaissies; au-dessus viennent plusieurs rangs de parenchyme dense, et un parenchyme lacuneux à cellules allongées dont l'aspect rappelle celui des hyphes d'un Lichen ou d'un Champignon. La partie voisine de l'épiderme supérieur est collenchymateuse ; cet épiderme est lui-même très allongé.

Le faisceau médian est moins développé que les latéraux; il n'y a pas de stéréome fasciculaire.

APPLICATION A LA CLASSIFICATION DES CHICORACÉES.

En se basant sur les dispositions et la nature du stéréome, on peut diviser les Chicoracées en quatre sous-tribus :

1° *Crépidées*. — Cette sous-tribu est caractérisée par une

bande inférieure, *hypodermique*, *fibreuse* au moins en partie. Elle comprend les Chicoracées les plus élevées en organisation au point de vue mécanique.

Le genre *Catananche* vient en tête. La forme extérieure de son involucre et la structure de ses bractées rappellent les *Xeranthemum*. Il établit le passage des Chicoracées aux Cynarocéphales (fig. 1, pl. III et fig. de la pl. V).

Le genre *Scolymus*, quoique assez voisin des Carduacées par la forme extérieure et la disposition de son hypoderme, s'en éloigne par le parenchyme aqueux qui touche à l'épiderme inférieur; sa coupe si spéciale en fait un genre à part (fig. 2, pl. III).

Le *Zacintha*, avec sa bande fibreuse en partie hypodermique, est un type de transition entre les *Catananche* et les *Crepis*. Anatomiquement, il reste bien distinct des *Lampsana*, avec lesquels il a été longtemps confondu (fig. 8 et 15, pl. III).

Le genre *Tolpis*, par la structure de ses bractées internes, mériterait d'être réuni au genre *Crepis*; je le laisse à part à cause de la structure spéciale de ses bractées externes (fig. 3, 4, 5, 6, 7, pl. III). Par les rares grains de chlorophylle qui se trouvent sur les côtés du parenchyme aqueux de la bande hypodermique, il forme une transition peu marquée de la première sous-tribu à la deuxième.

Je range ici le genre *Crepis*. On a fait un genre *Barkhausia* des *Crepis* à aigrette pédicellée, et aussi un genre *Endoptera*. Anatomiquement, malgré quelques différences secondaires, ces plantes sont construites sur le même type, il n'y a pas lieu d'en faire des genres distincts (fig. 10 et 11, pl. III).

J'en dirai autant du *C. pulchra* L.; grâce à ses graines extérieures nues, il est devenu : *Phæcasium lampsanoides* Cass. = *Prenanthes hieracifolia* Willd. = *P. pulchra* DC. = *Sclerophyllum pulchrum* Gaud. Par la structure de ses bractées, c'est un *Crepis;* il est bien plus éloigné du genre *Prenanthes* (fig. 12 et 24, pl. III).

Enfin, le genre *Picridium* clôt la série. Placé autrefois parmi les laiterons et les scorzonères, il en est bien distinct par son organisation anatomique. C'est plutôt un *Scolymus* un peu réduit ou un *Seriola* accentué (fig. 19, 2, et 20, pl. III).

2° *Hyoséridées*. — Cette sous-tribu est caractérisée par son stéréome *fibreux médian*. Le *Tolpis barbata*, par les quelques grains de chlorophylle disséminés dans le parenchyme aqueux de ses bractées internes, faisait prévoir la bande médiane. Le passage est franchi dans l'*Hyoseris*, le *Lampsana*, l'*Arnoseris* et le *Cichorium*.

L'*Hyoseris* rappelle encore les Crépidées ; le *Lampsana* est plus éloigné. Le genre *Arnoseris* (*A. pusilla* Gærtn. = *Hyoseris minima* L. = *Lampsana* Lamk.) a un aspect assez caractéristique pour former un genre à part, bien distinct des précédents. La verrue correspondant à chaque bractée le rapproche du genre *Zacintha*, mais là s'arrête l'analogie.

Je réunis à ces trois genres les *Cichorium*, parce que, quoique la bande ne devienne fibreuse que très tard, cette bande est médiane.

3° *Picridées*. — Cette sous-tribu comprend toutes les Chicoracées à bande *hypodermique non fibreuse*, *divisée en deux parties d'aspect différent*. Les Picridées sont des Crépidées très rudimentaires. Le parenchyme aqueux prédomine et fait saillie en face de la nervure médiane.

En tête vient le genre *Seriola*, qui est le plus différencié, puisque ses petites cellules sont formées par du parenchyme scléreux.

Le genre *Leontodon* L. se relie au genre *Seriola* par le *L. autumnalis* L. = *Apargia* Willd. = *Oporinia* Don. = *Hedypnois* Huds. ; par les autres espèces, y compris le *L. hirtus* L. = *Hedypnois hirta* Engl. = *Thrincia* Roth., il se rapproche beaucoup du genre *Hypochœris*.

Peut-être y aurait-il lieu de réunir ensemble ces trois

genres, dont la ressemblance anatomique se complète par l'arc inférieur que l'on y trouve au faisceau médian. En tout cas, la place du *L. autumnalis* et du *L. hirtus* n'est pas dans le genre *Hedypnois*.

Ce genre *Hedypnois* a un cachet assez particulier; c'est un trait d'union entre les Crépidées et les Picridées ; quoiqu'il soit assez développé, le stéréome de la bande n'arrive pas à l'état fibreux.

Vient ensuite le genre *Picris*, auquel il faut réunir le *Picris echioides* L. = *Helminthia* Gærtn. = *Crepis* All. Ces plantes ont été rapprochées à tort des *Crepis*, dont ils sont très éloignés anatomiquement.

Il faut placer ici les genres très voisins *Hieracium* (avec *Andryala* comme section) et *Sonchus*, les plus dégradées des Picridées au point de vue du stéréome. Je joins comme section aux *Hieracium* le *Crepis montana* Taush. = *Soyeria* Monn. = *Hieracium montanum* Jacy, qui diffère des *Crepis* par l'absence de fibres de sclérenchyme et rappelle la coupe d'un *Hieracium*.

Enfin, deux genres de transition entre les Picridées et les Lactucées rentrent dans cette sous-tribu; ce sont : 1° le genre *Mulgedium*, qui est voisin des *Sonchus* par son hypoderme inférieur, et se rapproche des *Lactuca* par les cellules scléreuses de sa face supérieure ; 2° le genre *Prenanthes* (1), qui serait un *Lactuca*, sans la différenciation de sa bande hypodermique en deux couches dont la supérieure est formée par des cellules plus petites (2), comme dans les Picridées. Au *Prenanthes*, il faut ajouter comme section le *Chondrilla juncæa* L., qui offre le même type de structure un peu moins accusé, et le *Crepis paludosa*, dont les laticifères ne se sont pas différenciés en sclérenchyme et dont la coupe est celle d'un *Prenanthes* accentué.

4° *Lactucées*. — Le reste des Chicoracées rentre dans

(1) Réduit au seul *Prenanthes purpurea* L.
(2) *Laticifères*.

cette sous-tribu, caractérisée par une bande *hypodermique non fibreuse et formée de cellules toutes semblables*. Le parenchyme aqueux n'y forme pas une saillie accentuée en face la nervure médiane.

Le genre le plus élevé en organisation est le genre *Lactuca*, caractérisé par ses bractées peu épaisses et les cellules scléreuses disséminées sous son épiderme supérieur. Je réunis aux *Lactuca* le *L. muralis* Fres. = *Prenanthes* L. = *Chondrilla* Lamk. = *Phænixopus* Koch. = *Mycelis* Rchb. = *Phænopus* Coss. et Germ. et le *L. viminea* Link. = *Phænopus vimineus* DC. = *Prenanthes* L. = *Chondrilla* Lamk., qui n'en diffèrent nullement par la structure de leurs bractées.

Le genre *Taraxacum* (*T. Dens* Leonis Desf. = *Leontodon Taraxacum* L. = *L. officinalis* With. = *L. vulgare* Lam. = *Hedypnois Taraxacum* Scop) est un type à part, qui n'a que des rapports anatomiques très éloignés avec les genres *Leontodon* et *Hedypnois*.

Le genre *Tragopogon*, y compris les sections *Scorzonera*, *Podospermum* et *Urospermum*, est voisin des *Lactuca*, mais s'en distingue par l'absence de cellules scléreuses à la face supérieure.

Enfin le genre *Geropogon*, avec sa bande presque nulle, est le type le plus dégradé de toutes les Chicoracées. A ce titre il mérite peut-être de rester à l'état de genre, quoiqu'il soit très voisin de *Tragopogon*.

On peut résumer dans les tableaux suivants les caractères anatomiques des sous-tribus et des genres, d'après la structure des involucres.

CHICORACÉES.	Stéréome fibreux au moins en partie	hypodermique	A. *Crépidées.*
		médian	B. *Hyoséridées.*
	Stéréome non fibreux formé par des	cellules de deux formes	C. *Picridées.*
		cellules toutes semblables.	D. *Lactucées.*

A. CRÉPIDÉES	Bande fibreuse complète.	touchant partout à l'épiderme		1. *Catananche.*
		touchant en partie à l'épiderme		2. *Zacintha.*
		séparée de l'épiderme par du parenchyme aqueux, dans toute la coupe	Fibres bien développées	3. *Scolymus.*
			Fibres peu accusées et apparaissant tard	4. *Picridium.*
	Bande fibreuse incomplète.	Bractées externes à parenchyme scléreux très développé		5. *Tolpis.*
		Bractées externes n'ayant pas cette structure		6. *Crepis* (1). *Barkhausia. Endoptera. Phæcasium. Pterotheca.*

B. HYOSÉRIDÉES.	Prolongement verruqueux à la face inférieure			7. *Arnoseris.*
	Pas de prolongement verruqueux.	Faisceaux en dehors de la bande		8. *Hyoseris.*
		Faisceaux compris dans la bande au moins en partie	Fibres très épaisses, apparaissant de bonne heure.	9. *Lampsana.*
			Fibres peu épaisses, venant tardivement	10. *Cichorium.*

(1) Abstraction faite des *C. paludosa* et *C. montana.*

- **C. Picridées**
  - Bande en partie formée de parenchyme nettement scléreux
    - Arc inférieur à tous les faisceaux .... 11. *Hedypnois.*
    - Arc inférieur au faisceau médian seul .... 12. *Seriola.*
  - Bande formée de parenchyme peu ou non scléreux.
    - Arc inférieur bien distinct .... 13. *Leontodon.* | *Thrincia.* / *Hypochæris.*
    - Arc inférieur rudimentaire .... 14. *Picris.* | *Helminthia.*
    - Pas d'arc aux faisceaux.
      - Nervure médiane saillante.
        - Bande supérieure rudimentaire de deux à trois rangs presque fibreux. 15. *Mulgedium.*
        - Pas de bande supérieure
          - Épiderme inférieur sans poils étoilés .... 16. *Sonchus.*
          - Épiderme inférieur avec poils étoilés .... 17. *Hieracium* .... *Soyeria montana.* / *Andryala.*
      - Nervure médiane non saillante; bande supérieure rudimentaire formée de cellules scléreuses isolées .... 18. *Prenanthes* (1). *Chondrilla.* / *Crepis paludosa.*
- **D. Lactucées**
  - Bande complète de parenchyme aqueux.
    - Bande épaisse
      - Bractée épaisse, allongée, à allure de *Scolymus* rudimentaire .... 19. *Tragopogon* ... *Scorzonera.* / *Urospermum.* / *Podospermum.*
      - Bractée moins développée, à allure de *Crepis* rudimentaire .... 20. *Lactuca* (2) ... *Prenanthes.* / *Phænopus.*
    - Bande sinueuse peu développée; des ailes latérales .... 21. *Taraxacum.*
  - Bande presque nulle, représentée par un fuseau de parenchyme aqueux en face la nervure médiane seulement .... 22. *Geropogon.*

(1) Réduit au seul *Prenanthes purpurea.*
(2) Les *Lactuca* comprennent comme section les *Prenanthes muralis* et *Phænopus vimineus* = *Prenanthes.*

II. — CORYMBIFÈRES.

1. *Eupatorium cannabinum* L. — La coupe d'une bractée interne de l'involucre (fig. 49, pl. IV) montre quatre îlots de sclérenchyme touchant à l'épiderme supérieur, entre lesquels sont situés trois faisceaux dépourvus de stéréome. Ce sont les deux îlots médians qui sont le plus développés, et, au niveau d'insertion de la bractée, ces îlots tendent à se réunir. A leur face supérieure, on peut trouver à ce niveau un peu de parenchyme scléreux à la place des fibres de sclérenchyme.

2. *Adenostyles*. — On remarque dans la coupe de la bractée une bande de sclérenchyme interrompue en face la nervure médiane. L'*A. albifrons* Reichb., a un stéréome plus développé que l'*A. alpina* Bluff. et une coupe de forme un peu différente.

Ainsi, dans l'*A. albifrons* la bande est presque complètement supérieure et hypodermique, sauf au voisinage du faisceau qu'elle atteint presque dans l'*A. alpina;* la nervure médiane est très accentuée ainsi que le parenchyme inférieur; les côtés se rétrécissent et sont formés par le sclérenchyme seul qui remonte vers le faisceau comme dans un *Senecio* (fig. 44, pl. IV). L'*A. albifrons* se rapproche plutôt de l'*Eupatorium*.

Le stéréome fasciculaire manque.

3. *Homogyne alpina* Cass. — Le stéréome comprend une bande médiane complète formée de quatre à cinq rangs de fibres épaisses, à membranes striées en travers. Sur les côtés, ces fibres occupent à elles seules l'espace compris entre les épidermes (fig. 38, pl. IV).

Il n'y a pas de stéréome conducteur.

4. *Petasites*. — 5. *Tussilago*. — Ces deux genres, y com-

pris le *P. fragrans* Presl. = *Nardosmia* Reichb., se distinguent très nettement des précédents par l'absence totale de stéréome, hypodermique, médian ou fasciculaire, dans les bractées de leur involucre (fig. 53, pl. IV).

6. *Solidago Virga-aurea* L. — Au niveau d'insertion de la bractée interne, le stéréome est formé par une bande fibreuse, complète et médiane, distincte du faisceau. L'épiderme inférieur est uniforme et muni de rares stomates non saillants (fig. 39, pl. IV).

Dans la région moyenne de la bractée, la bande s'interrompt en face du faisceau médian et se réduit à des îlots presque supérieurs comme ceux de l'*Eupatorium*. Le parenchyme inférieur se creuse de petites lacunes auxquelles correspondent des stomates très nombreux, en saillie. A l'extrémité de la bractée, il n'y a plus trace du stéréome.

Le stéréome fasciculaire manque.

7. *Linosyris vulgaris* Cass. — Le stéréome de l'involucre est très réduit. Dans la bractée interne, il est formé par quatre îlots de une à quatre cellules scléreuses, disposées latéralement. L'épiderme supérieur, fortement cutinisé, présente à son voisinage quelques cellules scléreuses.

Le faisceau n'a pas de stéréome (fig. 48, pl. IV).

8. *Phagnalon sordidum* DC. — L'appareil mécanique des diverses bractées est très développé. On y trouve une bande entière, hypodermique, inférieure, formée de fibres très épaisses, disposées comme dans la figure 27, planche IV, et occupant le tiers environ de l'épaisseur totale de la bractée à la base. Loin de se réduire à mesure que l'on se rapproche de la pointe, cette bande conserve sa puissance, mais comme le parenchyme diminue, elle en vient rapidement à occuper la moitié, puis les deux tiers, et enfin la totalité de la bractée.

Seul le faisceau médian reste distinct et l'on observe quel-

que peu de parenchyme à son voisinage; il est dépourvu de stéréome.

9. *Conyza ambigua* DC. — La bractée interne de l'involucre, au niveau de son insertion sur le réceptacle, présente deux îlots médians de parenchyme scléreux entremêlé de fibres, mais ces îlots sont peu développés et confinés dans les parties latérales de la coupe (fig. 46, pl. IV). Il peut arriver que chacun de ces îlots ou l'un seulement vienne à se dédoubler, et la coupe présente alors quatre ou trois îlots distincts. A mesure que l'on s'éloigne de la base, le stéréome se réduit et il disparaît au sommet.

Le parenchyme inférieur, en face de la nervure médiane, est peu chlorophyllien ou incolore, presque semblable à celui des Chicoracées; dans la portion moyenne de la bractée, il devient très chlorophyllien et presque palissadique.

Le stéréome fasciculaire n'existe pas.

10. *Erigeron canadense* L. — Le sclérenchyme constitue deux îlots supérieurs et hypodermiques, bien développés, qui ne se séparent légèrement de l'épiderme supérieur qu'au niveau du faisceau médian (fig. 50, pl. IV).

Cet état, très net dans les bractées internes de l'involucre, ne se retrouve pas dans les externes, bien moins scléreuses.

Il n'y a pas de stéréome fasciculaire.

11. *Stenactis annua* Nees. — Une coupe transversale rappelle entièrement celle du *Conyza ambigua*, comme sclérenchyme et comme forme.

12. *Aster*. — Dans ses diverses espèces, le genre *Aster* est peu homogène, quant à la structure anatomique des bractées de l'involucre.

Le mieux développé, à ce point de vue, c'est l'*A. pyræneus* DC, qui possède une bande médiane, interrompue au milieu dans les bractées externes de l'involucre, mais con-

tinue et fibreuse dans les internes. Cette bande se rapproche beaucoup de l'épiderme inférieur.

Dans l'*A. amellus* L., les bractées internes ont une bande médiane interrompue au niveau de la nervure médiane; les externes sont dépourvues de sclérenchyme.

Dans l'*A. acris* L. (*Galatella*), les deux îlots se subdivisent en quatre, l'interruption ayant également lieu en face les deux faisceaux latéraux.

Enfin dans l'*A. Tripolium* L. (*Tripolium vulgare* Nees.), on ne trouve comme tissus de soutien que les cellules de parenchyme aqueux situées à la face inférieure de la bractée et qui rappellent celles des Chicoracées.

Dans toutes les espèces d'*Aster*, le stéréome fasciculaire est nul.

13. *Bellidiastrum* Michelii Cass. — La bractée interne, assez large, est munie de deux îlots de parenchyme scléreux, assez développés et médians. L'épiderme supérieur est fortement épaissi.

Le stéréome fasciculaire est nul (fig. 47, pl. IV).

14. *Bellis*. — Les *Bellis* ont des tissus de soutien peu développés. Le *B. annua* L. présente latéralement quelques cellules de parenchyme scléreux, à la base des bractées seulement; ce sont évidemment des îlots très rudimentaires. Le stéréome fasciculaire n'y existe pas.

Dans le *B. perennis* L., au contraire, ce sont les cellules scléreuses médianes qui n'existent pas, mais il y a un arc inférieur de parenchyme scléreux au faisceau médian. Cet arc n'est bien net que dans les capitules à complète maturité; c'est un exemple de tissus mécaniques se développant tard (fig. 52, pl. IV).

15. *Doronicum plantagineum* L. — 16. *Arnica montana* L. Ces deux genres ont des bractées totalement dépourvues de stéréome; les épidermes sont à peine épaissis (fig. 53, pl. IV).

17. *Senecio.* — Au point de vue de la disposition de leur sclérenchyme, les *Senecio* peuvent se diviser en deux groupes très voisins :

1° Les *Senecio* à quatre îlots, et 2° les *S.* à deux îlots.

La coupe du *S. vulgaris* L., type du premier groupe, présente sur les côtés un îlot allongé, formé de fibres, remplissant l'espace compris entre les deux épidermes. En approchant du faisceau médian, cet îlot se relève et devient médian; la coupe rappelle alors l'*Adenostyles alpina* (fig. 44, pl. IV).

On trouve une structure semblable dans les *S. sylvaticus* L., *S. crassifolius* Willd., *S. erucifolius* L. Les différences, peu importantes, portent sur la grandeur des lacunes et le nombre des canaux sécréteurs qui varie de un à trois.

Le *S. Jacobæa L.* est le type du deuxième groupe. Il se distingue des précédents en ce que chaque îlot s'interrompt en face du faisceau latéral; il y a de la sorte un îlot latéral très développé et un médian très petit, dans chaque moitié de la bractée.

On retrouve cette structure dans les *S. Doria* L. (fig. 45, pl. IV); *S. Cineraria* = *Cineraria maritima* L.; *S. sarracenicus* L., et *S. aquaticus* Huds.; et dans les *Cineraria* (*C. palustris* L. et *C. campestris* Retz.).

Dans les genres *Senecio* et *Cineraria*, les bractées sont souvent concrescentes, et il y a généralement, dans ce cas, réunion des îlots latéraux.

18. *Ligularia.* — La coupe des bractées de l'involucre rappelle absolument comme forme celle des *Senecio*, mais elle en diffère par l'absence de sclérenchyme. Les cellules du parenchyme ont une membrane assez épaisse; l'épiderme supérieur est fortement cutinisé (*L. sibirica* et *L. speciosa*).

Il n'y a pas de stéréome fasciculaire (fig. 51, pl. IV).

19. *Artemisia vulgaris* L. — La bractée interne d'*A. vulgaris* fournit une coupe (fig. 28, pl. IV) très voisine de celle des

Phagnalon. Une bande hypodermique, fibreuse et inférieure, occupe le quart environ de l'épaisseur totale de la bractée, épaisseur très faible du reste. Dans la région moyenne de la bractée, la bande devient médiane et se continue par le bois du faisceau, état comme dans les *Chrysanthemum* et genres voisins.

Les bractées externes sont dépourvues de stéréome. Le faisceau n'en a pas non plus.

20. *Tanacetum vulgare* L. — La bande, très épaisse, formée de fibres non striées, est entièrement médiane; elle occupe environ le quart de l'épaisseur totale de la bractée. Le faisceau, peu distinct de cette bande au niveau de l'insertion de la bractée, ne tarde pas à être englobé par elle, mais il s'en distingue par une coloration différente sous l'influence des réactifs.

Il résulte de cette disposition que le stéréome fasciculaire est plus ou moins confondu avec la bande; il comprend deux arcs dont le supérieur est le plus distinct, et une bande fibreuse intercalée entre le bois et le liber (fig. 35, pl. IV).

21. *Plagius ageratifolius* L'Hér. — 22. *Leucanthemum vulgare* Lamk. — 23. *Chrysanthemum* (1). — Je réunis dans une même description ces trois genres d'organisation anatomique absolument identique.

On trouve, à la base des bractées internes, une bande médiane, complète à la base, formée de un à deux rangs de fibres assez épaisses, mais de longueur inégale. Cette diversité de forme des fibres et l'épaisseur très faible de la bande donnent à la coupe de ces plantes un cachet particulier.

Dans la région moyenne de la bractée, la bande tend à s'interrompre au milieu; mais comme elle se trouve au niveau du faisceau médian, elle semble se continuer par le bois de celui-ci, état déjà signalé dans les *Artemisia*, et qui se

(1) *C. segetum* G. et Gr.; *C. Myconis* L.; *C. coronarium* L.

retrouve dans les *Anthemis*, *Anacyclus* et *Matricaria*.

Le parenchyme inférieur, réduit à deux ou trois rangs, est plus dense, plus chlorophyllien; par places, on y observe quelques petites lacunes, auxquelles correspondent des stomates saillants comme dans le *Solidago*.

Un canal sécréteur est situé au-dessus du bois du faisceau, toujours dépourvu de stéréome (fig. 39, pl. IV).

24. *Pyrethrum*. — La seule espèce que j'ai pu étudier est le *P. parthenium* Sm. Ses bractées internes présentent une bande relativement épaisse, formée de fibres très petites et peu épaissies. Cette bande est entière et médiane; elle est plus ou moins confondue avec le faisceau médian, entremêlé lui-même de fibres scléreuses, formant une bande plus ou moins nette entre le bois et le liber.

Dans les bractées externes, la bande est interrompue en face du faisceau médian. Dans le réceptacle, il y a de rares cristaux d'inuline.

La forme de la coupe et son allure diffèrent de celles des genres précédents et du suivant. Elle a une ressemblance marquée avec celle des *Anthemis* (fig. 37, pl. IV).

25. *Matricaria*. — Ce genre rappelle par la coupe de ses diverses bractées les *Chrysanthemum*, dont il est un type amoindri. Le faisceau, dépourvu de stéréome, est bien distinct de la bande. Mais cette bande est plutôt formée de parenchyme scléreux que de fibres. Une autre différence consiste dans la présence constante de deux canaux sécréteurs situés de chaque côté du bois du faisceau médian (fig. 40, pl. IV).

Dans la région moyenne de la bractée, on retrouve des états analogues à ceux du *Chrysanthemum*. Il en est ainsi dans les *M. chamomilla* L., *M. inodora* L. et *M. maritima* L.

26. *Ormenis*. — 27. *Chamomilla*. — 28. *Anthemis*. — 29. *Cota*. — Ces quatre genres présentent le même type de

structure plus ou moins accentué ; c'est celui du *Pyrethrum Parthenium* plus accusé (fig. 37, pl. IV).

Les fibres de la bande médiane sont striées en travers ; cette bande, complète à la base, tend à s'interrompre en face du faisceau médian.

Le stéréome fasciculaire, nul au niveau d'insertion de la bractée, est, un peu au-dessus, représenté par un arc inférieur rudimentaire. Bientôt le faisceau et la bande se rapprochent, l'état fibreux s'accentue, l'arc, plus ou moins confondu avec la bande, devient fibreux; le bois et le liber sont entremêlés de fibres de sclérenchyme ou de parenchyme scléreux.

Cette structure se trouve dans les *O. nobilis* Gay, *O. mixta* DC., *C. fuscata*, *A. cotula* L., *C. altissima* Gay.

Dans le *C. tinctoria* Gay., la bande, bien plus épaisse que dans les précédents, est formée de fibres très dures, ne laissant entre elles et l'épiderme qu'un à deux rangs de parenchyme chlorophyllien. A la face supérieure le parenchyme, très réduit, n'est représenté qu'en face du faisceau médian (fig. 36, pl. IV).

Ce dernier est compris dans la bande; son bois et son liber sont séparés par une bande de sclérenchyme. Cette coupe est évidemment bien voisine de celle du *Tanacetum*.

30. *Anacyclus clavatus* Pers. — Cette plante se rapproche des *Anthemis* par la structure des bractées du deuxième verticille externe, où l'on voit une bande médiane composée d'une partie fibreuse extérieure et d'une partie scléreuse plus interne qui se continue jusqu'au faisceau. Le parenchyme inférieur est palissadique (fig. 37, pl. IV).

Le stéréome fasciculaire rappelle celui des *Anthemis*.

Dans les bractées internes de l'involucre, la bande fibreuse, plus prononcée, est hypodermique inférieure (schéma 29, pl. IV); le faisceau, assez rapproché, est moins scléreux. Cette situation de la bande dans les bractées internes de l'involucre différencie seule l'*Anacyclus*.

A mesure que l'on se rapproche de la partie terminale de

la bractée, la bande de sclérenchyme s'interrompt en face du faisceau médian et paraît se continuer par le bois, comme dans les genres précédents.

31. *Diotis candidissimus* Desf. La coupe des bractées internes est d'aspect caractéristique. Le stéréome est en partie médian, en partie hypodermique inférieur; il forme une bande de un à deux rangs de fibres striées en travers, comme celles des *Chrysanthemum;* ces fibres semblent se continuer par le bois des faisceaux. Elles se confondent avec la couronne très développée de sclérenchyme qui entoure les faisceaux et atteint l'épiderme inférieur (fig. 33', pl. IV).

Outre ce sclérenchyme confondu avec celui de la bande, le stéréome fasciculaire comprend encore une bande de fibres qui sépare le bois du liber.

Un véritable tapis de poils revêt l'épiderme inférieur.

32. *Santolina Chamæcyparissus* L. Les bractées internes ont un stéréome en partie médian, en partie hypodermique, formé par une bande très épaisse de fibres striées en travers qui atteint l'épiderme inférieur au niveau du faisceau médian seulement. Dans les parties latérales, la bande est séparée de l'épiderme par un nombre variable de couches de parenchyme chlorophyllien. Le parenchyme supérieur présente des lacunes très développées (fig. 32, pl. IV).

Au niveau d'insertion de la bractée, le stéréome fasciculaire est isolé de la bande; il présente deux arcs et une bande de sclérenchyme intercalée entre le bois et le liber. Mais bientôt la bande englobe le faisceau et son stéréome; seuls le bois et le liber peuvent alors s'en distinguer par une coloration différente, sous l'action des réactifs.

Ce genre, avec le précédent et le suivant, établit le passage entre les Corymbifères à bande hypodermique et celles à bande médiane.

33. *Achillea.* — Dans l'*A. Ptarmica* L. les bractées in-

ternes offrent à leur base une bande de sclérenchyme bien développée, hypodermique supérieure sur les côtés, puis médiane, et enfin au niveau du faisceau médian, hypodermique inférieure (fig. 32′ et 33, *aa*, pl. IV).

Au-dessus du faisceau, on trouve du parenchyme incolore légèrement lacuneux, tendant à devenir scléreux.

Au niveau d'insertion, la bande est presque totalement médiane sur les côtés, comme dans les *Santolina*. En *bb*, au contraire (fig. 32′ et 34, pl. IV), la bande s'est rapprochée de l'épiderme supérieur, au point de devenir entièrement hypodermique supérieure. L'épiderme lui-même ressemble aux fibres sous-jacentes dont on ne peut le distinguer.

Le stéréome fasciculaire, s'il existe, est confondu avec la bande.

Dans l'*A. Millefolium* L., on retrouve des états analogues, mais la structure que représente le schéma 33, pl. IV, se trouve presque au niveau d'insertion de la bractée. C'est le type de l'*A. Ptarmica*, mais un peu amoindri.

34. *Bidens*. — Dans les *Bidens*, les bractées de l'involucre n'ont pas de stéréome bien caractérisé. Les bractées internes ont une structure hétérogène renversée dans toute leur longueur ; il en est de même dans les externes du *B. bullata* L. Mais les bractées externes du *B. cernua* L. et du *B. tripartita* L. présentent une structure renversée à la base, et une structure hétérogène normale dans la partie élargie.

Le stéréome fasciculaire est représenté par une seule cellule scléreuse, située dans le liber, et qui n'est bien visible que dans les capitules à maturité (*B. tripartita*). Dans les bractées mères des fleurs du *B. bullata*, il y a un arc inférieur formé par trois fibres épaisses de sclérenchyme. — Je joins aux *Bidens* le *Kerneria bipinnata* Gr. et G., qui n'en diffère pas par l'anatomie de ses capitules.

35. *Buphtalmum salicifolium* L. — Seul parmi les Corymbifères, le *Buphtalmun* présente à la base de ses bractées

internes deux bandes de sclérenchyme ; l'une, la plus développée, est hypodermique supérieure ; l'autre, plus mince, est médiane. La première est complète et persiste presque jusqu'au sommet de la bractée ; l'autre, complète à la base, ne tarde pas à s'interrompre en face du faisceau médian, puis elle se réduit de plus en plus, les portions latérales persistant le plus longtemps, et finalement elle disparaît complètement dans la partie moyenne de la bractée.

36. *Asteriscus aquaticus* Mœnch. — La coupe de l'*A. aquaticus* est très curieuse et caractéristique. Les tissus de soutien y prédominent ; une bande hypodermique inférieure épaisse occupe la moitié environ de l'épaisseur totale de la bractée ; cette bande est formée de fibres très épaisses auxquelles s'ajoutent trois rangs de parenchyme incolore sous-épidermique, tendant à se sclérifier.

L'épiderme supérieur est fortement épaissi ; ses cellules ont en coupe une forme rectangulaire allongée. Au moment où la bractée se rabat, elles deviennent presque carrées et semblables à celles de l'épiderme inférieur. A ce niveau, du reste, le sclérenchyme, très réduit, va bientôt disparaître.

Dans les bractées externes, plus foliacées, la région basilaire est toujours fortement scléreuse.

Le stéréome fasciculaire est nul (fig. 30, pl. IV).

37. *Corvisartia Helenium* Mérat. — 38. *Inula*. — 39. *Pulicaria*. — 40. *Cupularia*. — Je réunis dans une même description ces genres qui ont la même organisation anatomique, au point de vue des bractées de leur involucre, à part quelques différences peu importantes (fig. 29, pl. IV.) On y trouve partout dans les bractées internes de l'involucre une bande hypodermique inférieure complète de sclérenchyme, occupant le huitième environ de leur épaisseur totale.

La plus compliquée, comme structure, de ces plantes est le *C. Helenium*. Outre la bande inférieure, il y a sous l'épiderme supérieur plusieurs rangs de parenchyme scléreux,

dans les bractées internes. Dans les externes, le stéréome hypodermique diminue, mais il y a compensation par l'apparition de deux arcs ou même d'une couronne de sclérenchyme dans les principaux faisceaux.

Les autres espèces n'ont pas de parenchyme scléreux à la face supérieure, ni de stéréome fasciculaire.

Dans l'*I. Conyza* DC. = *Conyza squarrosa* L., la bande reste hypodermique partout où elle existe. Dans les autres espèces : *I. Vaillantii* Will., *I. bifrons* L., *I. Britannica* L., *P. dysenterica* Gærtn., *P. vulgaris* Gærtn., *Cupularia viscosa* Gr. et G., la bande devient médiane à un niveau qui varie avec le verticille considéré, mais d'autant plus rapproché de la base que l'on a affaire à un verticille plus externe.

L'inuline existe en petite quantité dans le réceptacle des *I. Conyza*, *I. Vaillantii*, *P. vulgaris* et *P. dysenterica*. Chose bizarre, elle manque dans les capitules d'*I. Helenium*.

41. *Jasonia tuberosa* DC. — Dans les bractées internes, le sclérenchyme est bien développé, prédominant ; il atteint en épaisseur la moitié de la bractée ; il est formé par deux îlots latéraux médians. Il y a un arc inférieur au faisceau.

Dans les verticilles plus externes, la coupe ne diffère que par l'arc, qui se scinde en deux parties, donnant ainsi naissance à un petit îlot fibreux médian. L'arc se réduit à 3 ou 4 fibres de sclérenchyme, quelquefois une seule, mais il reste assez éloigné de l'ilot médian auquel il a donné naissance (fig. 43, pl. IV).

42. *Helichrysum*. — 43. *Gnaphalium*. — 44. *Antennaria*. — 45. *Leontopodium*. — 46. *Filago*. — 47. *Logfia*. — Dans tous ces genres, les bractées internes présentent en coupe une bande hypodermique inférieure de sclérenchyme prédominante, car elle dépasse la moitié de l'épaisseur totale de la bractée (fig. 27, pl. IV).

Le stéréome fasciculaire est nul, mais le faisceau touche à la bande tout en restant toujours distinct.

Dans un certain nombre de bractées internes, il arrive que le parenchyme est incolore, réduit quelquefois à une seule couche de cellules ; la bractée est alors plus ou moins translucide (divers *Filago*, etc.). Dans bon nombre de bractées externes, la bande de fibres s'interrompt en face du faisceau médian ; dans les plus externes, il n'y a plus de stéréome, et le parenchyme chlorophyllien inférieur présente souvent la forme palissadique.

48. *Micropus*. — Les bractées enveloppent le fruit et à la base forment une sorte de sac. En coupe, on y trouve une bande de sclérenchyme occupant la presque totalité de la bractée. Par cette prédominance du stéréome, le *Micropus* se rapproche des genres précédents, mais il s'en éloigne par la situation topographique de la bande, qui est à la fois hypodermique, supérieure et médiane (fig. 41, pl. IV).

Le faisceau est dépourvu de stéréome ; il est très petit et difficile à distinguer même avec le secours des réactifs.

L'épiderme inférieur est couvert d'un épais feutrage de poils, comme dans certains genres précédents.

49. *Carpesium cernuum* L. — Cette plante se distingue des *Inula* par la bande de sclérenchyme qui existe dans toutes les bractées de l'involucre.

Dans les internes, cette bande est hypodermique, mais elle devient médiane et interrompue au niveau du faisceau médian ; au voisinage du sommet seulement, dans les bractées externes, la bande est médiane dès la base.

On rencontre en abondance de l'inuline dans les réceptacles et la région basilaire des bractées de l'involucre.

Le stéréome fasciculaire est nul et le faisceau très éloigné de la bande (fig. 29, pl. IV).

50. *Calendula officinalis* L. — Les tissus de soutien forment une série d'îlots fibreux en nombre variable, réunis souvent entre eux par du parenchyme scléreux situé à la face infé-

rieure des faisceaux latéraux. Ce parenchyme scléreux n'existe jamais autour du faisceau médian. Il y a tendance évidente à la formation d'une bande ; mais la différenciation ne va pas jusque-là. Dans la portion moyenne de la bractée les îlots fibreux sont plus distincts par la disparition du parenchyme scléreux réunissant (fig. 42, pl. IV).

L'épaisseur de la bractée est relativement considérable. L'épiderme inférieur est garni de nombreux poils massifs qui secrètent un liquide gluant.

Je signale en passant la remarquable analogie de structure que présente cette plante avec les *Helianthus* (1), plantes étrangères, très souvent cultivées en France et dont on trouve la description dans la plupart de nos flores.

APPLICATION A LA CLASSIFICATION DES CORYMBIFÈRES.

Les Corymbifères, d'après les dispositions et la nature du stéréome, peuvent se subdiviser en quatre sous-tribus.

1° *Gnaphaliées.* — Cette sous-tribu est caractérisée par *une bande fibreuse complète, entièrement hypodermique.* Elle comprend les *Corymbifères* les plus voisines des *Cynarocéphales* et, par suite, les plus élevées en organisation au point de vue du stéréome.

En tête, il faut placer le genre *Gnaphalium*, y compris les sections *Antennaria*, *Leontopodium*, *Filago*, *Logfia*. On peut même en rapprocher les *Phagnalon* et les *Helichrysum*, qui ont la même organisation anatomique de l'involucre.

Le genre *Artemisia* est très voisin du précédent ; le stéréome étant moins accusé, je le conserve comme genre.

Un troisième genre est formé par les *Inula*. Les auteurs se sont plu à multiplier les divisions dans ce genre, dont les espèces ont été considérablement ballottées.

Ainsi l'*I. Helenium* L. = *Aster* Scop. = *Aster officinalis* All. est devenu le *Corvisartia Helenium* Mérat.

(1) *H. tuberosus* L. et *H. annuus* L.

L'*I. Conyza* DC. a été décrit sous les noms de *Conyza squarrosa* L = *C. vulgaris* Lamk = *C. bifrons* Gouan. = *Aster bifrons* All.

L'*I. viscosa* Desf = *Erigeron viscosum* L. a formé avec l'*I. graveolens* Desf., le genre *Cupularia*.

L'*I. dysenterica* = *Aster* All. et l'*I. Pulicaria* L. ont formé avec quelques autres espèces un genre *Pulicaria*, etc.

Toutes ces plantes ont une structure anatomique de l'involucre absolument analogue, très distincte à la fois des *Aster*, des *Erigeron* et des *Conyza*. Il n'y a donc pas lieu d'en faire des genres distincts; je réunis même au genre *Inula* le *Carpesium cernuum*, d'organisation absolument identique.

Un quatrième genre sera formé par l'*Asteriscus*, bien distinct par sa bande divisée en formée de deux parties inégalement scléreuses.

Enfin le *Buphtalmum salicifolium* forme le cinquième genre. Sa structure est si spéciale qu'il n'y a possibilité de le rapprocher d'aucune autre Corymbifère. Peut-être mériterait-il à lui seul de former une sous-tribu, si la morphologie externe ne le rapprochait beaucoup des *Inula*.

2° *Anthémidées*. — La deuxième sous-tribu comprend les Corymbifères à *bande complète au moins en partie médiane*.

Elle commence avec les *Santolina*, auxquels on peut réunir les *Achillea* et *Ptarmica*, d'organisation absolument identique, quoique moins accusée comme stéréome. On peut y réunir aussi le *Diotis candidissimus* Desf. = *Athanasia* L. = *Santolina* Sm. = *Otanthus* Link. Par l'anatomie de son involucre, ce genre établit la transition entre les *Santolina* et les *Chrysanthemum;* il a en effet un stéréome fasciculaire disposé comme dans le premier genre; il en est de même pour la bande en partie médiane, en partie hypodermique; mais d'autre part le stéréome médian a l'épaisseur et l'allure de celui des *Chrysanthemum*.

Un deuxième genre sera formé par les *Anthemis*, qui se

distinguent nettement du groupe *Santolina* par leur stéréome entièrement médian et des genres suivants par leur stéréome fasciculaire.

Ce genre *Anthemis* a été subdivisé en *Maruta*, *Chamomilla*, *Cota*, *Ormenis*. Ces sous-genres sont construits sur le même type que les *Anthemis* proprement dits; il n'y a pas lieu de conserver ces divisions. Les *Anacyclus* méritent aussi de rentrer dans ce groupe.

Il faut encore y réunir, comme section, les *Tanacetum*. Récemment rapprochés des *Chrysanthemum*, ils s'en éloignent par la structure de leur involucre, qui est celle d'un *Cota tinctoria*.

C'est également au genre *Anthemis* qu'il convient de rattacher anatomiquement une espèce curieuse par ses pérégrinations génériques : le *Leucanthemum Parthenium* G. et Gr. (1) = *Pyrethrum* Sm. = *Matricaria* L. = *Chrysanthemum* Pers. Le stéréome est en effet absolument identique à un *Anthemis*, sauf l'état scléreux un peu moins prononcé.

Le troisième genre est fourni par l'*Homogyne alpina* Cass., qu'on a rapproché des *Petasites*, mais dont il se distingue par son stéréome très développé.

Un quatrième genre sera formé par les *Chrysanthemum*. La subdivision en *Chrysanthemum*, *Leucanthemum*, *Pyrethrum* ne saurait être maintenue au point de vue de l'anatomie de l'involucre. Les *Plagius* sont également des *Chrysanthemum*.

Très voisins du même genre sont les *Matricaria*, qui n'en diffèrent que par leur sclérose moins prononcée, et le caractère très peu important de la disposition différente des canaux sécréteurs.

On peut aussi en rapprocher les *Solidago*, qui n'en diffèrent que par l'épaisseur un peu plus grande du stéréome.

Enfin, le cinquième et dernier genre de cette série com-

(1) Cette plante, à réceptacle généralement nu, peut présenter des paillettes. M. Boreau l'a obtenue avec des paillettes d'un semis de graines provenant d'un échantillon à réceptacle nu.

prend les *Micropus*, où le stéréome prédomine, mais est en partie médian, en partie hypodermique supérieur. Le rôle que joue la bractée vis-à-vis du fruit a donné à l'anatomie de cet organe un cachet particulier.

3° *Sénécionidées*. — La troisième sous-tribu a pour caractère *un stéréome formé d'îlots, quelle qu'en soit la situation topographique*. Elle comprend de nombreux genres.

En tête se place le genre *Calendula* (1), bien distinct des autres par ses nombreux îlots ayant tendance à former une bande médiane.

Un deuxième genre est formé par les *Jasonia*, qui sont voisins des *Pulicaria* par les caractères extérieurs, mais en sont distincts par l'anatomie de leur involucre. Ils établissent la transition entre les *Sénécionidées* et les *Gnaphaliées*.

Le genre *Adenostyles* est un genre de transition entre les *Senecio* et les *Eupatorium*. Mais il est très distinct des *Tussilago*, dont on l'a rapproché par la morphologie externe.

C'est ici qui se placent divers *Aster* (*A. amellus* et *A. acris*), dont le sclérenchyme est formé de deux îlots très prononcés latéraux, qui forment une bande complète dans l'*A. pyrenæus*.

Le genre *Senecio* vient ensuite. Il est bien délimité par l'aspect spécial des coupes de son involucre, dont les bractées sont souvent concrescentes. Les *Cineraria* doivent rentrer dans ce genre, dont ils ne diffèrent pas anatomiquement.

Les genres *Conyza* (*C. ambigua*) et *Stenactis* (*S. annua*) établissent le passage des *Senecio* aux *Erigeron*. Ce sont les derniers représentants des Corymbifères à îlots formés par du sclérenchyme.

Les *Bellidiastrum* sont des *Aster* à sclérose moins accusée.

Enfin le *Chrysocoma Linosyris* L., avec les trois à quatre cellules scléreuses qui forment ses îlots scléreux, est le type le plus dégradé de cette sous-tribu.

(1) Ce genre présente de très grandes affinités avec le genre *Helianthus*, au point de vue de la structure des bractées de l'involucre.

Avec le genre *Erigeron* commence le groupe des Corymbifères à *îlots supérieurs hypodermiques*. C'est là qu'il faut placer le genre *Eupatorium*, qui par les *Erigeron* se trouve relié aux autres Corymbifères (1). Un simple coup d'œil jeté sur les schémas correspondants montre de suite qu'il n'y a pas possibilité de confondre, d'après l'anatomie de l'involucre, les espèces des genres *Erigeron*, *Inula*, *Conyza* et *Solidago*, chaque genre ayant une physionomie bien distincte.

4° *Tussilaginées*. — Cette sous-tribu est caractérisée par *l'absence de stéréome proprement dit;* les types les plus élevés n'ont plus que du parenchyme aqueux non épaissi comme hypoderme.

Elle commence par le genre *Bellis*. Le *B. annua* L. est un type de passage à la sous-tribu précédente, et il offre de remarquables affinités avec les *Conyza* et *Bellidiastrum* surtout. Cette parenté est moins nette dans le *B. perennis* L.

Il faut placer ici l'*Aster Tripolium* L. (2), qui présente un hypoderme aqueux comme dans les Chicoracées ; et aussi le genre *Ligularia*, qui ne diffère des *Senecio* et *Cineraria* que par l'absence de stéréome.

Viennent ensuite le genre *Doronicum*, avec *Arnica* comme section, et le genre *Tussilago*, y compris les *Nardosmia* et *Petasites*, où toute la bractée est formée de parenchyme semblable, sauf la quantité de chlorophylle.

Enfin le genre *Bidens*, dont la plus grande partie des espèces possède un verticille externe qui fait retour à la structure normale de la feuille, termine la série.

(1) Les genres exotiques *Stevia* et *Ageratum* ont une structure voisine.

(2) Il faut ajouter aux *Aster* dépourvus de stéréome l'*A. chinensis* = *Callistephus*. Ce genre *Aster* est, comme on le voit, très polymorphe.

On peut résumer dans les tableaux suivants les caractères des sous-tribus et des genres :

Corymbifères.

- Stéréome formée par une bande entière de sclérenchyme..
  - entièrement hypodermique inférieure ou supérieure ... A. *Gnaphaliées.*
  - médiane au moins en partie ... B. *Anthémidées.*
- Stéréome formé d'ilots de parenchyme scléreux ou de sclérenchyme ... C. *Sénécionidées.*
- Stéréome nul, ou formé de parenchyme aqueux ... D. *Tussilaginées.*

A. Gnaphaliées.

- Une seule bande hypodermique.
  - Stéréome entièrement fibreux.
    - Stéréome dépassant le quart de l'épaisseur totale de la bractée.
      - Stéréome atteignant au moins la moitié de l'épaisseur de la coupe. 1. *Gnaphalium.* (*Logfia. Leontopodium. Antennaria. Filago. Helichrysum. Phagnalon.*)
      - Stéréome n'atteignant pas cette moitié... 2. *Artemisia.*
    - Stéréome n'atteignant pas le quart de la coupe ... 3. *Inula*... (*Carpesium. Corvisartia. Pulicaria.*)
  - Stéréome en partie fibreux seulement... 4. *Asteriscus.*
- Deux bandes dont une médiane... 5. *Buphtalmum.*

B. Anthémidées.

- Bande en partie hypodermique inférieure, en partie médiane... 1. *Santolina*... (*Ptarmica. Achillea. Diotis.*)
- Bande entièrement médiane.
  - Stéréome fasciculaire bien développé... 2. *Anthemis*... (*Cota. Maruta. Anacyclus. Tanacetum. P. Parthenium.*)
  - Pas de stéréome fasciculaire.
    - Bande formée de 4 à 5 rangs de fibres 3. *Homogyne.*
    - — 1 à 3 — 4. *Chrysanthemum.* (*Leucanthemum. Pyrethrum. Plagius. Matricaria. Solidago.*)
- Bande en partie hypodermique supérieure, en partie médiane... 5. *Micropus.*

C. Sénécionidées.

- Ilots fibreux réunis par du parenchyme scléreux... 1. *Calendula.*
- Ilots distincts, non réunis par du parenchyme scléreux.
  - Ilots médians.
    - Ilots formés par des fibres de sclérenchyme.
      - 8 ilots... 2. *Helianthus.*
      - 3 ilots... 3. *Jasonia.*
      - 2 ilots presque supérieurs... 4. *Adenostyles.*
      - 2 à 4 ilots médians très accusés, touchant presque au faisceau médian... 5. *Aster.*
      - 2 à 4 ilots développés latéralement... 6. *Senecio.* | *Cineraria.*
    - Ilots formés par du parenchyme scléreux.
      - 2 ilots latéraux presque fibreux... 7. *Conyza.* | *Stenactis.*
      - 2 larges ilots de parenchyme scléreux... 8. *Bellidiastrum.*
      - 4 ilots très réduits... 9. *Chrysocoma.*
  - Ilots situés à la face supérieure... 10. (*Erigeron. Eupatorium.*)

D. Tussilaginées.

- Stéréome formé par des ilots très rudimentaires de parenchyme scléreux ou un arc inférieur rudimentairo..... 1. *Bellis.*
- Stéréome représenté par du parenchyme aqueux ou nul.
  - Bractées toutes semblables et non foliiformes.
    - Un hypoderme aqueux.
      - Bractées non scarieuses sur les côtés........ 2. *Tripolium.*
      - Bractées bordées par des ailes latérales très développées........... 3. *Ligularia.*
    - Pas d'hypoderme............... 4. *Doronicum.* | *Arnica.* — *Tussilago..* { *Petasites.* / *Nardosmia.*
  - Bractées externes foliiformes............... 5. *Bidens.* / *Callistephus.*

III. — CYNAROCÉPHALES.

1. *Echinops sphærocephalus* L. — Cette plante se distingue très facilement de toutes les Cynarocéphales par son double involucre, l'un spécial à chaque fleur formé de bractées linéaires imbriquées, l'autre commun à toutes les fleurs et formé de bractées réfléchies. Ces deux involucres ont une structure différente.

Les bractées de l'involucre spécial ont à la base une bande hypodermique inférieure touchant aux faisceaux (fig. 54 et 55, pl. V); leur parenchyme est hétérogène, renversé. Les bractées les plus internes présentent en face du faisceau médian un renfoncement prolongé de l'épiderme supérieur (fig. 55, pl. V).

Quant à l'involucre commun, la structure de ses bractées est celle d'une feuille ordinaire, c'est-à-dire que le parenchyme lacuneux est à la face inférieure, mais toute cette face est incolore.

Le stéréome hypodermique n'existe pas dans ces bractées. Au voisinage de leur insertion, on trouve seulement quelques ilots de sclérenchyme. Quant au stéréome fasciculaire, il n'est représenté dans aucune d'elles.

2. *Galactites tomentosa* Mœnch. — La structure des bractées proprement dites de l'involucre (fig. 56, pl. V) est à la base un peu plus accentuée comme stéréome que dans l'*Echinops*. La bande hypodermique inférieure se complète par un rudiment de bande supérieure, formée de quelques

cellules sous-épidermiques ayant une tendance à devenir scléreuses, et plus allongées que le parenchyme ordinaire.

Si l'on fait passer des coupes par des niveaux différents, on observe des variations remarquables. Ainsi dans la partie rabattue, la bande, toujours hypodermique, ne tarde pas à pousser deux bourgeons qui se rejoignent et tendent à entourer le faisceau médian. En même temps la bande s'éloigne de l'épiderme; elle devient médiane sur les côtés; les deux bourgeons ont formé une bande médiane qui englobe étroitement le faisceau; le parenchyme supérieur est creusé de vastes lacunes. C'est ce parenchyme qui se réduit à mesure que l'on se rapproche de la partie épineuse; finalement tout le parenchyme disparaît; les faisceaux eux-mêmes se confondent avec le sclérenchyme qui à lui seul constitue l'épine (fig. 79 à 85, pl. V).

3. *Silybum Marianum* Gærtn. — Les bractées de l'involucre sont à leur base pourvues d'un étui hypodermique de sclérenchyme très épais à la face inférieure, mais peu accusé à la face supérieure. Dans les verticilles externes le stéréome fasciculaire est représenté par l'endoderme sclérifié, état qui ne subsiste pas dans les internes (fig. 57, pl. V).

Au niveau du rabattement (fig. 58, pl. V), le stéréome de la bractée devient médian et des travées de parenchyme chlorophyllien le partagent en îlots. Le stéréome fasciculaire forme des arcs plus ou moins développés suivant la grosseur des faisceaux.

Au voisinage de l'épine la bande reste médiane, mais redevient entière; le stéréome fasciculaire, bien plus développé, est formé par une couronne de parenchyme scléreux. La bande pousse deux prolongements qui forment ensuite une nouvelle bande médiane englobant le faisceau médian. A part les lacunes moins développées à la face supérieure, la terminaison en épine se fait comme dans les *Galactites*.

4. *Onopordon Acanthium* L. — L'étui scléreux de la

base est plus accentué que dans les genres précédents; la partie hypodermique supérieure y est formée par trois ou quatre rangs de parenchyme scléreux (fig. 59 et 60, pl. V).

Mais à mesure que l'on remonte vers la pointe des bractées, cet état se maintient constant. Ce n'est que tout à fait au voisinage de l'épine que l'on observe les premières variations.

La bande inférieure devient médiane, la supérieure restant hypodermique (fig. 61, pl. V); un parenchyme très lacuneux occupe la face supérieure. Bientôt la bande supérieure se réduit; en même temps deux prolongements poussent sur l'inférieure (fig. 62, pl. V). La bande supérieure disparaît; les prolongements s'accentuent et englobent les faisceaux latéraux (fig. 63, pl. V). Au moment où l'épine se forme, un îlot de sclérenchyme se forme sous l'épiderme supérieur, (fig. 64, pl. V); cet îlot devient médian (fig. 65, pl. V) et se confond enfin avec la bande; le parenchyme se réduit, les faisceaux latéraux se réduisent à leur bois (fig. 66, pl. V). Enfin le faisceau médian lui-même disparaît ainsi que tout le parenchyme, et ce sont les fibres seules du sclérenchyme qui forment l'épine (fig. 67, pl. V).

Il n'y a pas de stéréome fasciculaire.

5. *Cynara.* — Par la coupe de la base des bractées de son involucre, ce genre rappelle absolument le précédent. Mais il s'en distingue de suite par la couronne de sclérenchyme qui entoure les gros faisceaux dans toute la partie rabattue des bractées.

Le *Cynara Scolymus* L. n'a pas d'épine terminale. Au niveau du rabattement, la bande devient médiane et se conserve telle dans toute la longueur de la bractée (fig. 68, pl. V).

Dans le *C. Cardunculus* L. il y a une épine bien développée dont la formation se fait comme dans le *Galactites.*

6. *Picnomon Acarna* L. — Les bractées proprement dites

de l'involucre ont une coupe semblable aux précédentes, quant aux bandes hypodermiques. Le stéréome fasciculaire, représenté par une couronne de sclérenchyme, ne manque, même à la base, que dans les verticilles les plus internes.

Les bractées externes foliiformes ont une structure analogue à celle des *Carlina* ou *Kentrophyllum* (fig. 70 à 76, pl. V), mais intermédiaire entre les deux comme développement du stéréome.

7. *Notobasis syriaca* Cass. — 8. *Cirsium*. — 9. *Carduus*. — Ces trois genres se ressemblent tellement par la structure anatomique de leurs bractées qu'il n'y a pas lieu de les décrire à part.

Le *Carduus nutans* L., par exemple, abstraction faite des bractées externes foliiformes (fig. 13, pl. VI), présente dans son involucre des bractées moyennes δ, dont la coupe de la base rappelle celle de *Cynara* ou *Onopordon* (fig. 13, *aa*, pl. VI). Au niveau du rabattement, la bande devient médiane (fig. 14, *bb*, pl. VI), la bande supérieure disparaît. En se rapprochant de la pointe, la bande s'interrompt comme dans le *Silybum* (fig. 15, *cc*, pl. VI). Puis elle redevient complète, en partie hypodermique, et des prolongements latéraux se forment et se réunissent en une bande médiane qui englobe le faisceau médian ; un parenchyme lacuneux assez développé occupe la face supérieure (fig. 16-17, *dd-ee* pl. VI). Les deux bandes et les faisceaux se confondent ; le parenchyme lacuneux se réduit à la face supérieure ; la bande inférieure est alors entièrement hypodermique (fig. 18, *ff*, pl. VI). Bientôt le faisceau médian seul se distingue encore au milieu du sclérenchyme (fig. 19, *gg*, pl. VI), et finalement il disparaît dans l'épine proprement dite (fig. 20, *hh*, pl. VI).

Le stéréome fasciculaire n'est pas représenté.

Le *C. tenuiflorus* Curt. offre une structure assez voisine, mais un peu plus rudimentaire.

Les *Cirsium* peuvent se diviser en deux groupes ; le premier comprend le *C. lanceolatum* L., dont la structure

rappelle beaucoup celle de l'*Onopordon;* le deuxième comprend les *C. arvense* Scop., *C. palustre* Scop. et *C. anglicum* DC. Dans ces espèces, la coupe de la région terminale est bien différente du *C. lanceolatum*. La bande devient médiane, puis elle s'interrompt, mais elle ne redevient pas entière et ne se transforme pas en épine bien caractérisée (fig. 56 et 78, pl. V).

Enfin le *Notobasis* rappelle absolument un *Carduus*.

Dans tous ces genres, le stéréome fasciculaire manque dans les bractées proprement dites.

10. *Carduncellus*. — Les bractées internes de l'involucre présentent dans toute leur longueur un étui de sclérenchyme hypodermique bien développé. Mais, à mesure que les verticilles deviennent plus externes, la bractée devient de plus en plus foliiforme, et sa structure rappelle celle de la feuille dans une portion variable de son étendue. Le retour à la structure de la feuille est aussi complet que possible dans la partie élargie, car le faisceau médian y présente même des arcs de collenchyme; des îlots de collenchyme apparaissent même sous chaque épiderme dans la nervure principale (fig. 77, pl. V).

Mais, à mesure que l'on se rapproche de la base, la structure renversée apparaît en face de la nervure médiane d'abord, puis sur les côtés, et finalement c'est elle seule qui forme la partie engainante.

Le stéréome hypodermique n'existe que dans la gaine, où il forme deux bandes, l'une supérieure partout complète, l'autre inférieure, interrompue en face de la nervure médiane dans les verticilles tout à fait externes.

11. *Rhaponticum cynaroides* Less. — 12. *Centaurea*. — 13. *Microlonchus*. — 14. *Cnicus benedictus* L. — Dans ces quatre genres, la structure générale des bractées est la même, c'est-à-dire que toutes les bractées proprement dites ont, de la base à la pointe, leur parenchyme renfermé dans

un véritable étui de sclérenchyme très développé sur les deux faces.

Seule la partie terminale des bractées diffère suivant les espèces ; elle peut se terminer en écaille ou en épine. Dans le premier cas, la sclérose reste plus ou moins incomplète, et la bande inférieure est alors formée d'îlots médians (*Centaurea cineraria, Rhaponticum*, etc. (fig. 69, pl. V).

Dans le second, la pointe devient complètement scléreuse, les faisceaux restant d'abord distincts, puis disparaissant ensuite pour faire place aux fibres de sclérenchyme (*Centaurea calcitrapa*, *Cnicus*, etc.).

Il est à remarquer que le canal sécréteur situé à la face inférieure du liber peut avoir des cellules de bordure fortement lignifiées (*C. cineraria*, *C. collina*, etc.), ou non (*C. solstitialis*, etc.).

15. *Crupina vulgaris* Cass. — Cette plante, si voisine des *Centaurées* par la morphologie externe, s'en distingue anatomiquement par l'absence de la bande hypodermique supérieure de sclérenchyme et par la sclérose générale moins accusée.

16. *Carthamus tinctorius* L. — 17. *Kentrophyllum lanatum* Neker. — Ces deux types, très voisins anatomiquement, malgré la forme extérieure des bractées, épineuses ou non, sont particulièrement intéressants, parce qu'ils permettent de suivre pas à pas dans la série des bractées foliiformes externes, ou même dans une seule bractée de rang moyen, toutes les transitions entre le stéréome fasciculaire et le collenchyme de la feuille et le stéréome hypodermique le plus élevé des bractées de l'involucre (1), c'est-à-dire l'étui complet de sclérenchyme.

Une coupe transversale *ff* (fig. 76, pl. V) de la région élargie d'une bractée du troisième verticille externe de *Car-*

(1) Ces transitions sont aussi bien nettes dans le *Carlina*, le *Picnomon*, etc.

thamus (fig. 70, pl. V) donne absolument la structure de la feuille ordinaire, c'est-à-dire que le parenchyme est partout homogène palissadique; le faisceau médian est pourvu d'une couronne scléreuse, et du collenchyme s'étend jusqu'aux deux épidermes.

En *cc* (fig. 70 et 75, pl. V), les parties latérales sont semblables à celles de *ff*, mais déjà le collenchyme supérieur du faisceau médian a fait place à un peu de parenchyme lacuneux *pi;* la couronne scléreuse du faisceau n'a pas changé non plus que le collenchyme inférieur.

Au niveau *dd* (fig. 70 et 74, pl. V), le parenchyme lacuneux de la face supérieure s'est étendu latéralement; il n'y a plus de collenchyme inférieur, mais à sa place du parenchyme chlorophyllien. Comme compensation à cette diminution de l'appareil de soutien, la couronne scléreuse s'est étendue sous l'épiderme supérieur et y forme un commencement de bande supérieure.

Au niveau *cc* (fig. 70 et 73, pl. V), la couronne scléreuse forme comme précédemment un commencement de bande inférieure; la bande supérieure bien plus développée se sépare du faisceau qui garde un arc supérieur. Le parenchyme homogène est confiné latéralement et fort réduit.

En *bb* (fig. 70 et 72, pl. V), le parenchyme homogène a disparu, les deux bandes sont complètes déjà et réunies; l'inférieure est encore médiane et le faisceau pourvu de deux arcs de sclérenchyme.

Enfin, dans la région *aa* (fig. 80 et 71, pl. V), on trouve la structure de la bractée proprement dite avec les deux bandes hypodermiques et le faisceau dépourvu de stéréome.

Toutes les bractées externes foliiformes n'ont pas cette structure. Les plus externes sont moins différenciées, la portion engainante y étant moins développée. Dans les plus internes foliiformes, la partie correspondant au limbe est plus réduite et le retour à la structure de la feuille est moins net.

Dans le *Kentrophyllum* on retrouve une structure absolument comparable au point de vue du stéréome; les faisceaux

latéraux eux-mêmes se conduisent comme le faisceau médian, et chaque bande se forme par la réunion des îlots qui se sont développés en face chaque faisceau.

Le parenchyme de la bractée est homogène palissadique. Celui de la feuille est hétérogène. Les bractées épineuses ont une grande analogie comme forme avec celles du *Picnomon* et du *Carlina;* la structure en est très voisine.

18. *Serratula tinctoria* L. — 19. *Saussurea.* — La structure de l'involucre rappelle entièrement celle du *Cirsium arvense.* La bande se scinde en îlots médians (fig. 78, pl. V) dans la région supérieure de la bractée. Celle du *Saussurea* est sinueuse.

20. *Leuzea conifera* DC. — L'involucre est formé de bractées à partie terminale élargie écailleuse. La structure de la gaine se rapproche beaucoup de celle des *Centaurea*, mais la bande hypodermique supérieure y est un peu moins développée. L'écaille est entièrement scléreuse ou à peu près.

21. *Stehelina dubia* DC. — La structure de l'involucre rappelle à la base celle des *Centaurea*, mais la partie moyenne des bractées offre une bande médiane complète de sclérenchyme (fig. 68, pl. V, moins le stéréome fasciculaire).

22. *Chamepeuce Casabonæ* DC. — L'involucre rappelle comme structure complètement celui du *Galactites.* Les figures 79 à 85, pl. V, montrent la forme des coupes dans les régions diverses des bractées.

23. *Carlina vulgaris* S. — A part la sclérose moins accusée, la description du *Carthamus* et les figures correspondantes conviennent à l'involucre du *Carlina.* Les bractées externes sont plus scléreuses, les moyennes sont pourvues de deux bandes hypodermiques, mais la bande supérieure prédomine. Dans les internes, la bande inférieure l'emporte au

contraire, et la supérieure, quoique très nette, est moins accentuée.

24. *Lappa.* — Dans le genre *Lappa*, on trouve deux bandes hypodermiques à la base de la bractée; la supérieure est moins étendue, mais nettement fibreuse.

Dans la région recourbée, la bande supérieure disparaît; latéralement il pousse des bourgeons sur la bande inférieure qui se comportent comme dans l'*Onopordon*. Mais le stéréome fasciculaire, formé de deux arcs bien distincts, différencie de suite ces deux plantes.

25. *Xeranthemum annuum* L. — On retrouve dans l'involucre l'étui scléreux des *Leuzea*, mais la bande supérieure est formée de parenchyme peu scléreux et lacuneux.

L'écaille est formée de parenchyme plus scléreux au milieu que sur les bords. Il n'y a pas de stéréome fasciculaire.

APPLICATION A LA CLASSIFICATION DES CYNAROCÉPHALES.

La coupe de la base des bractées des *Cynarocéphales* ne peut guère servir à établir des coupes génériques, à cause de la remarquable uniformité du stéréome, à laquelle s'ajoute la présence constante de l'inuline dans les capitules.

C'est à peine si l'on peut y établir deux sous-tribus, mal limitées et dans lesquelles l'établissement des genres est impossible en se basant exclusivement sur l'anatomie de l'involucre.

Carduées. — La première sous-tribu comprend toutes les *Cynarocéphales* à bande hypodermique supérieure rudimentaire ou non fibreuse : *Echinops*, *Galactites*, *Sylibum*, *Notobasis*, *Onopordon*, *Cynara*, *Carduus*, *Cirsium*, *Serratula*, *Saussurea*, *Chamepeuce*, *Xeranthemum*, *Crupina*.

Centaurées. — La deuxième sous-tribu comprend les

Cynarocéphales à bande supérieure formée par du sclérenchyme : *Centaurea*, *Microlonchus*, *Cnicus*, *Rhaponticum*, *Lappa*, *Leuzea*, *Carduncellus*, *Carthamus*, *Kentrophyllum*, *Carlina*, *Picnomon*, *Stehelina*.

Dans cette sous-tribu on pourrait établir deux sections : 1° les *Centaurées* à bractées foliiformes : *Cnicus*, *Carduncellus*, *Carthamus*, *Kentrophyllum*, *Carlina*, *Picnomon*; et 2° les *Centaurées* à bractées non foliiformes : *Centaurea*, *Microlonchus*, *Rhaponticum*, *Leuzea*, *Stehelina*, *Lappa*.

Ces deux sous-tribus passent l'une à l'autre par les genres de transition : *Onopordon*, *Crupina*, *Xeranthemum* et certains *Cirsium* plus développés, où la bande supérieure est bien près d'être fibreuse : *Leuzea*, *Stehelina* et *Lappa*.

Les caractères tirés de la structure anatomique de la bractée entière ont leur intérêt comme caractères spécifiques seulement, car les espèces d'un même genre sont parfois très différentes sous ce rapport.

APPLICATION A LA CLASSIFICATION GÉNÉRALE DE LA FAMILLE DES COMPOSÉES.

De la comparaison attentive de la structure anatomique des capitules des Composées, il résulte que les *Chicoracées* et les *Cynarocéphales* sont à ce point de vue les mieux limitées.

Le caractère général des *Chicoracées* réside dans le parenchyme aqueux hypodermique presque constant à la face inférieure des bractées de l'involucre, tandis qu'il est très rare dans les *Corymbifères* (1) et nul dans les *Cynarocéphales*.

Le caractère général des *Cynarocéphales* réside dans leur hypoderme très développé, entièrement formé de sclérenchyme ; cet état est rare dans les *Chicoracées* (2), plus commun dans les *Corymbifères* (3), mais loin d'y être prédomi-

(1) *Senecio*, *Tripolium*, *Ligularia*.
(2) *Catananche* seulement.
(3) Sous-tribu des *Gnaphaliées*.

nant. Il faut ajouter la présence constante de l'inuline, qui y est très abondante, tandis qu'elle est très rare et en petite quantité dans les deux autres tribus (1).

Il n'y a pas de caractère général anatomique bien marqué dans les *Corymbifères*.

CHAPITRE II

STRUCTURE DES BRACTÉES ET DES FEUILLES PAR RAPPORT A LEUR ORIENTATION.

A. — Composées.

1° DISPOSITION DES PARENCHYMES, ET DISTRIBUTION DE LA CHLOROPHYLLE.

a. — *Feuilles végétatives.*

Les feuilles végétatives des Composées de France présentent une grande uniformité de structure. La feuille étant le plus souvent horizontale, le parenchyme du limbe appartient ordinairement au type hétérogène normal, avec parenchyme palissadique plus chlorophyllien à la face supérieure, parenchyme lacuneux à l'inférieure.

Dans les quelques cas assez rares où le limbe est plus ou moins vertical, le parenchyme appartient au type homogène, avec parenchyme palissadique et chlorophylle également abondante sur les deux faces : feuilles caulinaires de *Chondrilla juncea*, feuilles radicales de Salsifis, etc.

b. — *Involucres.*

Les involucres des Composées peuvent se ramener à deux groupes principaux : 1° ceux où l'on trouve un nombre variable de verticilles de bractées externes en partie hori-

(1) *Prenanthes purpurea*, quelques *Inulées*, *Helianthus*, *Pyrethrum Parthenium*.

zontales et foliiformes, entourant les bractées proprement dites; 2° ceux qui sont dépourvus de bractées foliiformes.

Les premiers sont évidemment les plus compliqués et les plus intéressants, les seconds n'étant que la réduction des premiers.

1. *Involucres à bractées externes foliiformes.* — Je prendrai comme type le *Carduus nutans* L. Son involucre comprend en allant de l'extérieur vers l'intérieur :

α. Un premier verticille de bractées (fig. 1, pl. VI) pourvues d'une gaine très rudimentaire (*aa*), d'un pétiole allongé (de *aa* à *dd*) presque vertical, et d'un limbe réduit, horizontal (*ee*) (1).

β. Un deuxième verticille (fig. 7, pl. VI) est formé par des bractées à limbe beaucoup plus réduit, mais où l'on distingue encore les mêmes régions que dans le précédent; mais le limbe est plus vertical.

γ. Viennent ensuite un nombre variable (1 à 4) de verticilles, où les bractées sont horizontales dans le jeune âge, de façon à présenter à la lumière leur face inférieure; à l'état adulte, elles sont verticales et ont la forme de la fig. 8, pl. VI. Le limbe n'existe plus, et la gaine, quoique peu développée, y est visible.

δ. Les verticilles suivants, très nombreux, diffèrent du précédent par ce fait que l'étendue de la gaine va en augmentant à mesure que l'on se rapproche de l'intérieur du capitule; de plus les bractées ne restent plus verticales; elles se redressent, puis se rabattent de façon à présenter leur face supérieure à la lumière (fig. 12, pl. VI). Comme le niveau du rabattement se trouve situé entre la gaine et le pétiole, ce niveau s'élève de plus en plus dans les bractées plus internes.

(1) Les feuilles semblables aux feuilles végétatives, mais de dimensions plus petites, qui sont voisines de l'involucre jeune et qui s'en éloignent parfois beaucoup dans les capitules complètement développés, ne sont pas comprises dans cette énumération. Elles ont du reste entièrement la structure des feuilles ordinaires dont elles ont aussi l'orientation.

ε. Finalement, la gaine forme presque à elle seule les verticilles internes, et les bractées sont alors totalement verticales (fig. 21, pl. VI).

La structure des bractées de ces divers verticilles est assez variable.

Bractées α. — Dans le verticille externe α, la coupe du limbe (*ee*) (fig. 1 et 2, pl. VI) nous donne la structure du type de la feuille ordinaire ; le parenchyme est palissadique à la face supérieure, lacuneux à l'inférieure, dans toute l'étendue de la coupe *vv'*, sauf autour de la nervure médiane *z*, où le parenchyme reste hétérogène comme chlorophylle, mais est arrondi.

Une coupe passant au niveau où le pétiole et le limbe se joignent (*dd*, fig. 1 et 3, pl. VI) montre une structure un peu plus différenciée : les parties latérales se subdivisent en quatre parties différentes ; les portions *v* et *v'* sont du type hétérogène normal, les parties *x* et *x'* sont homogènes palissadiques ; les régions *y* et *y'* sont hétérogènes renversées au point de vue de la chlorophylle, le parenchyme étant arrondi, non lacuneux, chlorophyllien à la face inférieure, incolore à la supérieure, non lacuneux ; la portion *z* est formée de parenchyme entièrement incolore, arrondi, non lacuneux.

La coupe au niveau *cc* (fig. 1 et 4, pl. VI) donne latéralement une portion homogène chlorophyllienne, formée de parenchyme arrondi *xx'* ; puis une partie *yy'*, où le parenchyme est hétérogène renversé, lacuneux à la face supérieure, dense, arrondi et plus chlorophyllien à l'inférieure ; la région *z* est incolore, mais hétérogène quant aux lacunes situées à la face supérieure. La région *vv'* précédente a disparu.

Une coupe au niveau *bb* (fig. 1 et 5, pl. VI) ne diffère de la précédente que par les lacunes un peu plus accusées à la face supérieure, l'absence de chlorophylle dans la portion lacuneuse de la région *yy'*, et la moindre étendue de la région *xx'*, homogène arrondie.

Enfin la coupe de la base (*aa*, fig. 1 et 6, pl. VI) ne comprend plus que deux parties distinctes : la région *xx'*, très peu développée, peu chlorophyllienne, et la région *z*, très développée, presque sans lacunes à la face supérieure, formée de parenchyme incolore, scléreux, arrondi. La région *yy'* ne diffère plus de la région *z* que par l'absence de parenchyme scléreux et une moindre épaisseur.

Bractées β. — La coupe *cc* du limbe de la bractée du verticille β (fig. 1 et 3) rappelle celle de la région *dd* (fig. 3) dans la bractée α; le limbe plus réduit comprend une région *vv'* peu développée, à parenchyme moins hétérogène, les cellules palissadiques étant plus courtes. La région *xx'* qui y fait suite est formée de parenchyme homogène presque arrondi, anguleux; la partie *yy'* est hétérogène comme chlorophylle, et la portion *z* est incolore sans lacunes.

A la base *aa* (fig. 7 et 8, pl. VI), on trouve trois états seulement, la région *vv'* ayant disparu. Les régions *z* et *yy'* ont des lacunes à leur face supérieure; le parenchyme inférieur chlorophyllien est plus petit.

Bractées γ. — Les bractées des verticilles γ ont un limbe presque nul. En coupe (fig. 10, *ee*, pl. VI) ce limbe est formé par trois régions seulement : la région *xx'* est bien réduite, homogène; ses cellules ont une forme irrégulière avec quelques lacunes égales sur les deux faces et correspondant à des stomates; la région *yy'* est hétérogène lacuneuse et renversée; dans la région *z*, le parenchyme inférieur est scléreux jusqu'à l'épiderme; par suite le type de structure est hétérogène renversé, non chlorophyllien.

A la base *aa* (fig. 7 et 11), tout le parenchyme est hétérogène, lacuneux et renversé, sauf les parties latérales homogènes, très réduites. La chlorophylle, assez abondante à la face inférieure dense, est rare ou nulle à la face supérieure.

Dans les plus internes de ces verticilles γ, la région *ee* est plus rudimentaire encore; la partie *xx'* y est presque nulle,

et les lacunes sont plus développées à la face supérieure des parties *z*, *y* et *y'*, qui tendent à se confondre par l'apparition de la chlorophylle dans la région inférieure de *z*.

Bractées δ. — Les bractées δ ont déjà été étudiées au point de vue du stéréome (1). Dans toute leur étendue elles présentent la structure hétérogène renversée. La portion homogène latérale *xx'* a disparu.

Dans toute la gaine depuis *aa* jusqu'à *bb* (fig. 13 et 14, pl. VI), le parenchyme est arrondi ; il devient plus ou moins palissadique à la face inférieure, dans la partie comprise entre *bb* et *cc*, pour redevenir arrondi dans le reste de la bractée (fig. 15, 16, 17, 18, pl. VI).

La chlorophylle, au niveau d'insertion, est localisée autour des faisceaux ; elle s'étend ensuite sous la bande de sclérenchyme ; au voisinage de *bb*, elle gagne le parenchyme lacuneux, qui reste vert jusqu'à la pointe, la chlorophylle y étant toujours moins abondante cependant que dans le parenchyme dense inférieur (fig. 13 à 20, pl. VI).

Bractées ε. — Des coupes analogues se retrouvent dans les verticilles plus internes, sauf que la région comprise entre *aa* et *bb* va en augmentant ; la chlorophylle y manque, au moins dans la majeure partie, et tout particulièrement dans les plus internes. Dans la région très petite, presque nulle, comprise entre *bb* et *cc*, la chlorophylle est en grande partie masquée par un pigment violet.

Quoique l'épaisseur de ces bractées soit beaucoup plus faible que dans les verticilles précédents, il y a encore des lacunes à la face supérieure (fig. 22, *aa*, pl. VI).

La transformation de la feuille végétative en bractée, autrement dit le passage gradué du type hétérogène normal au type hétérogène renversé, se retrouve, avec de légères variantes, dans un certain nombre de Composées.

(1) Voir p. 64.

Dans le *Carlina vulgaris*, le retour de la bractée externe au type hétérogène normal est moins net; la coupe du limbe est presque homogène palissadique; les bractées internes sont incolores, sans lacunes, et la seule différenciation porte sur le sclérenchyme hypodermique.

Le *Kentrophyllum lanatum* est, sous le rapport de l'orientation, analogue au *Carlina*, ainsi que le *Picnomon acarna*, mais le limbe des bractées foliacées est homogène palissadique.

Dans ces trois types, les bractées externes de l'involucre ont une forme bien rapprochée des feuilles ordinaires, dont elles conservent même les épines latérales, caractère moins net dans le *Carduus nutans*.

Il faut rapprocher des genres précédents les *Carthamus tinctorius* et *Carduncellus mitissimus*, dont les bractées extérieures foliacées ne sont pas épineuses, mais dont la structure du limbe est homogène palissadique. Outre la disparition des régions *vv'* (fig. 5 et 6, pl. VI), il y a avec le *Carduus nutans* de légères différences, portant principalement sur les dispositions topographiques et la nature du stéréome pour le *Carthamus* (fig. 70 à 75, pl. V), sur la présence du collenchyme semblablement placé dans les feuilles et le limbe des bractées foliiformes du *Carduncellus* (fig. 77, pl. V).

Dans ces deux genres la structure de la feuille est elle-même homogène palissadique.

Le limbe de la bractée externe est déjà plus différencié dans un grand nombre d'autres Composées. Le parenchyme est homogène encore, mais de forme arrondie. Le collenchyme y manque : *Astericus*, *Inula Conyza*, *Tolpis barbata*, etc.

Les transitions graduées entre la feuille végétative et la bractée que l'on peut suivre pas à pas dans les involucres précédents sont déjà bien moins nettes dans le *Cnicus benedictus*. Les nombreux verticilles externes, tous semblables, ont presque partout la structure de la feuille, sauf une très petite portion à la base; le dernier de ces verticilles, encore

foliacé, a une forme un peu différente, rappelant les bractées externes de *Carduus*, mais les divers états de structure y sont beaucoup moins nets. On passe ensuite directement aux bractées proprement dites, avec leur type hétérogène renversé dans toute la longueur.

Le *Notobasis syriaca* présente deux verticilles foliacés ; le *Galactites tomentosa* un seul dont la structure est presque entièrement celle de la feuille ; puis viennent les véritables bractées de l'involucre.

Enfin, dans le *Scolymus maculatus*, il y a bien deux verticilles de feuilles réduites, mais elles conservent partout la structure de la feuille. La transition aux bractées de l'involucre est nulle.

L'*Echinops sphærocephalus* mérite d'être mis à part à cause de l'involucre général renversé, à bractées soudées, qui présentent le type hétérogène normal arrondi. L'involucre spécial à chaque fleur est semblable aux involucres ordinaires, dépourvus de bractées foliiformes.

Il peut se faire qu'en même temps que le nombre des verticilles externes diminue, celui des internes se réduise aussi. Il en est ainsi dans le *Bidens tripartita*, par exemple. Le passage entre la structure de la feuille et la structure de la bractée se retrouve comme dans le *Carduus*, mais les bractées intermédiaires à structure homogène manquent.

La bractée externe présente à sa base dans une même coupe trois types de structure : au milieu du parenchyme lacuneux à la face supérieure et un rang de parenchyme dense très chlorophyllien ; sur les côtés du parenchyme palissadique homogène, sans lacunes ; ces deux types sont reliés par un parenchyme irrégulier, homogène quant aux lacunes, mais hétérogène quant à la chlorophylle, plus abondante à la face inférieure.

A la jonction du pétiole et du limbe, la portion homogène est plus étendue, et sur les côtés s'ajoute une région qui est hétérogène normale : les autres régions sont les mêmes qu'à la base.

Enfin une coupe dans le limbe présente partout la structure hétérogène, avec parenchyme palissadique à la face supérieure, comme dans la feuille végétative.

Les bractées du verticille interne ont une structure hétérogène renversée dans toute leur longueur.

Quelques Chicoracées ont une structure assez semblable à celle de l'involucre du *Bidens* : *Helminthia echioides*, *Cichorium*, etc.

2. *Involucres dépourvus de bractées externes foliacées.* — Si, dans les types précédents, on supprime les bractées externes foliacées, on a immédiatement l'organisation et la structure des seconds. Le *Carduus nutans* sans bractées externes est un *Carduus tenuiflorus* ou un *Cirsium*; le *Cnicus benedictus*, une Centaurée; les involucres bisériés du *Bidens* et de ses semblables deviennent des involucres unisériés.

Les seules modifications de structure portent sur l'abondance relative de la chlorophylle, des lacunes et sur la forme arrondie ou palissadique du parenchyme inférieur, toutes les bractées ayant alors dans toute leur étendue une structure hétérogène renversée.

Plus les verticilles sont nombreux et leurs bractées serrées, plus les différences entre elles sont accusées.

Dans toute l'étendue des bractées les plus externes, la chlorophylle est en égale quantité à la face inférieure; elle est moins abondante à la face supérieure, elle y diminue de la pointe à la base où elle peut parfois manquer.

A cause de l'imbrication, les bractées externes étant plus courtes, une partie de la base de plus en plus considérable se trouve cachée sur les deux faces; la chlorophylle ne se forme plus dans toute la région obscure, qui reste quand même hétérogène renversée par rapport aux lacunes.

Les bractées des verticilles les plus internes peuvent souvent ainsi être partout formées de parenchyme incolore, parfois non lacuneux. En général, l'épaisseur relative du mésophylle est beaucoup moins considérable dans les verticilles

internes, quoique le type de structure y soit le même.

Dans quelques involucres, le parenchyme de la face inférieure peut devenir palissadique. Cet état, généralement peu accusé, est au contraire bien net dans les bractées de l'*Helianthus annuus* (fig. 26, pl. VI), dans l'*Anacyclus clavatus*, etc.

Lorsque le nombre des verticilles diminue, les bractées internes moins serrées deviennent elles-mêmes en partie chlorophylliennes, tout en restant hétérogènes renversées. Enfin, si l'involucre devient unisérié (*Tussilago*, *Lampsana,* etc.), toutes les bractées ont alors la structure du verticille externe des involucres imbriqués (fig. 53, pl. IV).

Il peut arriver, dans ces derniers involucres (*Lampsana*, etc.), que la partie terminale de la bractée soit homogène.

Canaux sécréteurs et laticifères. — En se transformant en bractée de l'involucre, la feuille peut ou non conserver tous ses canaux sécréteurs.

La disposition de ces canaux reste rarement la même dans les deux organes : *Senecio vulgaris,* etc.

Le plus souvent, cette disposition est différente. Ainsi la feuille d'*Helianthus tuberosus* a deux arcs de canaux sécréteurs, l'un ventral, l'autre dorsal; la bractée de l'involucre n'a dans tous ses faisceaux qu'un seul canal ventral, et un seul canal dorsal à tous les faisceaux, sauf au médian, qui en possède deux dorsaux.

Les *Tanacetum*, *Achillea Millefolium*, etc., ont dans la feuille deux canaux sécréteurs disposés à chaque corne du liber; dans les bractées de l'involucre, un seul canal à la partie supérieure du bois.

La feuille de *Sylibum* présente deux groupes de canaux en nombre pair disposés aux cornes du liber; la bractée de l'involucre, un seul canal situé au milieu de l'arc libérien.

Des réductions analogues s'observent dans le *Carduncellus mitissimus*, l'Artichaut, etc.

Les bractées du *Bidens tripartita*, suivant qu'elles sont internes ou externes, ont une disposition différente dans leurs canaux sécréteurs. Dans une même bractée foliiforme, on peut même trouver des dispositions inverses suivant le niveau de la coupe.

Les laticifères paraissent offrir les mêmes dispositions dans les deux organes. Mais assez souvent leurs membranes s'épaississent, deviennent scléreuses et peuvent même se transformer en sclérenchyme. C'est là l'origine d'une partie du stéréome hypodermique et même fasciculaire dans un grand nombre de Chicoracées. Un épaississement analogue s'observe dans les cellules de bordure des canaux sécréteurs de diverses Centaurées, etc.

Stéréome. — Si maintenant l'on compare le stéréome de la feuille au stéréome des diverses bractées, on remarque que celui de la feuille est très peu développé ou nul. Il est surtout fasciculaire et comprend des arcs ou une couronne de collenchyme, parfois de parenchyme scléreux, rarement de sclérenchyme. En face les grosses nervures, on peut trouver un peu de collenchyme hypodermique, toujours très peu étendu.

Le stéréome fasciculaire, le seul qui soit développé dans la feuille, se retrouve dans la partie foliacée des bractées externes incomplètement transformées ; il est déjà moins accentué à la base, qui est plus rapprochée de la structure de la bractée, que dans le limbe (*Carduncellus* et surtout *Carthamus*, *Carlina, Kentrophyllum*, *Picnomon*).

Dans les verticilles suivants, le stéréome fasciculaire s'étend dans le parenchyme et tend à s'éloigner du faisceau ; il ne tarde pas à être remplacé plus ou moins complètement par le stéréome médian.

Enfin la transformation, s'accentuant davantage, le stéréome médian fait place au stéréome hypodermique par la sclérose du parenchyme sous-épidermique (fig. 71 à 76, pl. V).

En résumé, dans la transformation graduelle de la feuille des Composées en bractée de l'involucre, on peut remarquer, au point de vue du mésophylle :

1° *Le parenchyme palissadique de la face supérieure de la feuille s'arrrondit, devient moins chlorophyllien et plus lacuneux. Le parenchyme inférieur, irrégulier et lacuneux, subit une transformation inverse. A un moment donné, la structure hétérogène normale fait place à la structure homogène plus ou moins lacuneuse, plus ou moins palissadique.*

2° *Ces divers changements, continuant à s'effectuer, la chlorophylle devient moins abondante à la face supérieure en même temps que les lacunes y sont en plus grand nombre qu'à l'inférieure. Le type homogène chlorophyllien fait place au type hétérogène renversé.*

3° *La transformation commence au niveau du faisceau médian. Elle se continue plus lentement sur les parties latérales, de telle sorte qu'à un niveau donné une même coupe fournit souvent plusieurs types de structure différents dans les bractées incomplètement transformées.*

4° *Il se fait une réduction dans le nombre des canaux sécréteurs, dont les dispositions sont le plus souvent différentes dans les deux organes. Les laticifères peuvent se transformer en sclérenchyme.*

5° *Les nervures deviennent moins saillantes et disparaissent dans le parenchyme de la bractée.*

6° *Le stéréome fasciculaire, quand il existe dans la feuille, se réduit et disparaît. En même temps le stéréome médian apparaît et finalement se transforme en stéréome hypodermique, dans les bractées les mieux développées.*

c. — *Paillettes et soies du réceptacle.*

La transformation de la feuille ordinaire des Composées en bractées de l'involucre étant connue, il reste à décrire les dégradations de cet organe depuis la bractée mère des fleurs la plus développée jusqu'aux soies les plus rudimentaires du réceptacle.

C'est dans le genre *Helianthus* que l'on trouve les bractées mères des fleurs les plus épaisses; elles sont absolument comparables à celles de l'involucre quant à la disposition du parenchyme (fig. 1, pl. VII).

Mais elles s'en distinguent par une moindre épaisseur, une quantité moindre de chlorophylle cachée par un pigment jaune plus abondant, des fibres de sclérenchyme moins épaisses, des canaux sécréteurs à la face supérieure seulement, et un prolongement verruqueux au niveau de la nervure médiane, dû à la compression produite par les graines.

Les bractées internes de *Scolymus* ont encore du parenchyme lacuneux bien net à la face supérieure; il est surtout accentué sur les côtés. Ces bractées, caractéristiques par leur soudure avec le fruit qu'elles enveloppent, ont encore la forme et la disposition des bractées internes de l'involucre, mais elles s'en distinguent par leur épaisseur minime, la réduction de tous les éléments scléreux et la disparition du faisceau médian. La chlorophylle n'y existe pas (fig. 2, pl. VII).

Dans le *Buphtalmum salicifolium* on peut observer le passage de la structure hétérogène renversée au type homogène. Les bractées mères des fleurs externes ont latéralement une structure homogène et au milieu quelques lacunes à la face supérieure. La bande supérieure de sclérenchyme, très développée dans les bractées de l'involucre, est moins développée que l'autre, devenue aussi hypodermique (fig. 3, pl. VII).

Ces genres sont les seuls où l'on rencontre le type hétérogène renversé, lacuneux. Dans les autres genres à réceptacle paléacé, c'est toujours le type homogène qu'on trouve dans toute l'étendue des paillettes. Les variations portent sur la nature des tissus du mésophylle.

Certaines *Corymbifères* (*Anthemis nobilis, Bidens, Santolina*, *Ptarmica*, *Asteriscus*, etc.), et les *Hypochæris* parmi les Chicoracées, offrent un passage gradué entre les bractées de l'involucre les plus épaisses et les paillettes du réceptacle.

Les bractées internes de ces involucres sont déjà bien moins épaisses, le stéréome, tout en conservant les mêmes dispositions topographiques, est formé d'éléments moins scléreux, moins différenciés. Cette réduction s'exagère dans les paillettes.

Le mésophylle peut encore s'y différencier en deux parties : l'une formée d'éléments scléreux, l'autre de parenchyme arrondi : *Asteriscus aquaticus* (fig. 5, pl. VII). Il est en entier composé d'éléments scléreux allongés, tous semblables dans l'*Anthemis nobilis* (fig. 6, pl. VII). Ces éléments sont arrondis et leurs membranes peu épaisses dans les *Santolina*. Le parenchyme du mésophylle a ses membranes très minces dans les paillettes des genres *Hypochæris* et *Bidens*, ce dernier ayant quelque peu de chlorophylle (fig. 4, pl. VII). Enfin dans les *Achillæa*, le mésophylle existe autour du faisceau médian seul ; les parties latérales sont réduites aux épidermes accolés.

Quelle que soit la réduction des paillettes proprement dites, elles conservent la forme originelle de la bractée, quoique beaucoup moins épaisses. Leurs faisceaux, bien que très petits, sont différenciés en éléments ligneux et libériens.

Dans les paillettes laciniées (soies) de toutes les *Cynarocéphales*, la structure devient beaucoup plus rudimentaire. Pour mieux voir toutes les transitions et distinguer les éléments, il est préférable de prendre les plus gros capitules, où les soies sont le plus épaisses et mieux développées.

Une coupe des diverses soies du réceptacle de l'Artichaut fournit des états de forme diverse, mais se rattachant facilement les uns aux autres. Les plus larges et les plus épaisses de ces soies rappellent une bractée ordinaire (fig. 7, pl. VII). Au milieu d'un nombre variable de rangs de cellules d'un parenchyme incolore, on voit un faisceau rudimentaire formé de petits éléments à membranes minces, parfois épaissis, mais non différenciés en bois et liber.

D'autres soies sont arrondies sur les côtés (fig. 8, pl. VII) ; le faisceau rudimentaire est placé au milieu. Mais si la paillette

s'est déchirée longitudinalement d'une façon irrégulière, le faisceau peut se trouver situé sur l'un des côtés (fig. 9 et 9′, pl. VII).

La soie peut prendre la forme d'un cylindre ou mieux d'un cône. La coupe est alors un cercle plus ou moins régulier au centre duquel se voit le faisceau rudimentaire, qui empêche de la confondre avec celle d'un poil massif (fig. 10 et 10′, pl. VII).

Enfin, le faisceau rudimentaire peut manquer dans certaines soies, le parenchyme subsistant encore ; on peut trouver une forme aplatie (fig. 11, pl. VII) et une forme arrondie (fig. 12 et 12′, pl. VII).

Le terme ultime de cette dégradation est fourni par les soies de certains réceptacles de *Centaurées*, d'*Echinops*, etc., où le parenchyme est disparu. La coupe de ces soies peut donner trois formes : ou les épidermes sont accolés (fig. 13′) ; ou il y a au centre une lacune : dans ce cas, la coupe est ou arrondie (fig. 14) ou allongée (fig. 13, pl. VII) (1).

Il résulte de ces exemples que les paillettes et les soies du réceptacle ne sont pas autre chose que des bractées florales très dégradées. Les dégradations qu'elles subissent portent :

1° *Sur le mésophylle, qui rarement présente la structure hétérogène renversée, passe presque partout au type homogène, diminue notablement d'épaisseur et peut même disparaître complètement ;*

2° *Sur la chlorophylle, qui s'y trouve très rarement ;*

3° *Sur les éléments libéroligneux, qui, bien réduits déjà dans les paillettes, ne se différencient plus en bois et liber ou ne se forment pas ;*

4° *Sur le stéréome, qui est de moins en moins développé et finit par manquer totalement ;*

(1) Il est intéressant de signaler la remarquable analogie de structure que les rayons de l'aigrette offrent avec les soies du réceptacle dans l'artichaut et beaucoup d'autres genres. On y retrouve les types figurés de 7 à 15, pl. VII, avec des faisceaux semblables, rudimentaires ou nuls.

5° *Sur les canaux sécréteurs, qui dans la grande majorité des cas ne se différencient plus. S'ils persistent, leur disposition est différente de celle des bractées.*

2°. — ÉPIDERMES ET STOMATES.

a. Feuilles végétatives. — Les stomates sont généralement situés indifféremment aux deux faces de la feuille des Composées, mais ils sont souvent plus abondants à la face inférieure.

L'épiderme supérieur est, comme dimensions, semblable à l'inférieur ; la seule différence réside dans l'état plus sinueux de l'épiderme inférieur.

b. Bractées de l'involucre. — Les coupes transversales et longitudinales de l'épiderme des bractées, jointes à l'examen en surface aux divers niveaux, montrent des variations considérables, qui portent sur la forme et l'épaississement des membranes, sur le nombre des stomates et la présence ou l'absence de papilles ou de poils.

Nous prendrons comme type de ces variations le *Carduus nutans*.

Bractées α et β. — Dans ces bractées, la région *ee* (fig. 1 et 2, pl. VI), présente des épidermes de même forme, également cutinisés, de taille moyenne en largeur et épaisseur, plus longs que larges, et pourvus d'un nombre sensiblement égal de stomates.

En *dd*, une légère modification se produit ; dans la région *z*, l'épiderme supérieur devient plus large, plus épais et un peu plus cutinisé ; dans cet espace, les stomates diminuent en nombre. Les régions *yy'*, *xx'*, *vv'* ont des épidermes semblables à la région *ee* précédente.

En *cc* et *bb*, la modification s'accentue et gagne les régions *yy'*. Les stomates, de moins en moins abondants, tendent à se localiser dans les régions *xx'*. L'épiderme inférieur ne change pas.

Enfin dans la région *aa*, les épidermes redeviennent semblables comme forme, mais le supérieur est plus cutinisé dans toute son étendue; leurs cellules sont plus allongées que dans le reste de la bractée. Les stomates, rares à la face inférieure, n'existent plus à la supérieure.

Bractées γ. — La région *ee* (fig. 9 et 10, pl. VI) a des épidermes sensiblement égaux comme forme et comme stomates.

Mais l'épiderme supérieur subit plus vite les transformations déjà signalées dans les bractées α et β. A la base, en *aa*, l'épiderme supérieur est partout très développé dans le sens de son épaisseur, qui est trois fois environ plus grande que celle de l'inférieur; il est aussi plus large mais moins allongé. Les stomates manquent totalement à la face supérieure; ils sont rares à l'inférieure.

Bractées δ. — Les bractées δ sont les plus intéressantes parce qu'elles sont le type de toutes les bractées proprement dites de tous les autres involucres multisériés.

Une de ces bractées δ (fig. 15, δ, pl. VII) peut au point de vue de la forme de l'épiderme, tant supérieur qu'inférieur, et des accidents de surface, se subdiviser en trois régions inégales entre elles et sur chaque face, passant l'une à l'autre par d'insensibles transitions, *aa'*, *bb'*, *cc'*.

La région *c'* de la face supérieure [fig. 15 et 16 (*es*, δ.) pl. VII]. est formée par des cellules de forme hexagonale plus allongée mais moins sinueuse que celles de la feuille. En coupe transversale, ces cellules sont d'inégale épaisseur et d'inégale largeur, entre elles on voit des stomates saillants assez abondants.

La région *c* correspondante de l'épiderme inférieur [fig. 17 (*ei*, δ) pl. VII] ressemble beaucoup à la région *c'* précédente pour la forme des cellules, le nombre des stomates et leur disposition.

La partie *b'* de l'épiderme supérieur est formée, sauf tout

à fait latéralement (1) où l'épiderme rappelle celui de *c'*, de cellules hexagonales à peu près régulières, à membranes un peu plus épaisses. En coupe transversale, elles sont très allongées dans le sens de l'épaisseur. Toute la partie de la bractée occupée par ces cellules manque déjà de stomates.

La portion *b* de l'épiderme inférieur, plus étendue, reste semblable à *c* comme forme de cellules, mais elle s'en différencie par les stomates qui y deviennent plus abondants.

Enfin la région *a'* de l'épiderme supérieur est formée par des cellules de plus en plus allongées, en forme de parallélogrammes, très étroites en largeur et épaisseur, généralement très cutinisées, non sinueuses et rappelant plus ou moins l'aspect des fibres de sclérenchyme peu épaissies. Cette région est entièrement dépourvue de stomates.

La partie correspondante *a* de l'épiderme inférieur, toujours moins étendue que la région *a'*, est formée aussi de cellules rectangulaires allongées, de moins en moins sinueuses, très peu étendues en largeur et épaisseur; elles sont toujours moins allongées et moins cutinisées que les supérieures correspondantes. Dans toute cette région, il n'y a plus de stomates; mais on trouve des papilles.

Comme les verticilles δ sont généralement nombreux et comme la gaine est de plus en plus développée dans les bractées δ (fig. 25, pl. VI) à mesure que les verticilles se rapprochent de la fleur, il en résulte des variations marquées dans l'étendue respective des diverses régions *a*, *b*, *c*; *a'*, *b'*, *c'*. Ainsi la région *a a'* est très réduite ou nulle dans les verticilles externes; la région *cc'* est au contraire très étendue. Dans les verticilles internes, c'est l'inverse. Quant à la zone de passage elle subit une simple variation de niveau qui suit une marche ascendante de la base à la pointe sans variations d'étendue bien sensibles.

Bractées ε. —Dans les verticilles ε, il peut arriver que la

(1) Comme la partie hexagonale presque régulière s'étend à mesure que l'on descend vers la base, l'étendue de la portion allongée latérale diminue de plus en plus et disparaît à la jonction de *b'* et *a'*.

gaine forme à elle seule la bractée entière; quelques stomates se maintiennent parfois à la face inférieure de la pointe, mais le plus souvent ils disparaissent; l'épiderme des deux faces est alors partout allongé en forme de parallélogramme ou de rectangle. Celui de la face inférieure est moins allongé, légèrement sinueux.

Des variations analogues s'observent dans les bractées des involucres bisériés et même unisériés. La région basilaire a son épiderme allongé et dépourvu de stomates [*Cichorium Intybus* (fig. 18, pl. VII), etc.], dans les parties non éclairées.

Soies du réceptacle. — L'épiderme de ces organes est également de forme allongée et complètement dépourvu de stomates.

Les états qui viennent d'être décrits dans le *Carauus nutans* se retrouvent dans tous les involucres en général avec les quelques variantes qu'occasionnent l'état multi, bi ou unisérié, la transformation complète ou incomplète des bractées externes.

Il est bien entendu que s'il y a des bractées mères des fleurs, elles ont des épidermes allongés dans toute leur étendue et dépourvus de stomates. La seule différence entre l'épiderme supérieur et l'inférieur consiste dans l'allongement plus grand du premier et sa cutinisation un peu plus marquée.

Il en est de même dans les paillettes laciniées qui ont encore la forme d'une bractée. Dans celles qui rappellent les poils et sont arrondies, les deux épidermes sont semblables comme forme et peu, mais également, cutinisés. Il n'y a jamais de stomates

En résumé, dans l'inflorescence en capitule, l'épiderme de la bractée se distingue de celui de la feuille par les particularités suivantes :

1° *L'épiderme inférieur de la bractée est souvent pourvu de papilles qui n'existent pas dans celui de la feuille.*

2° *La forme de l'épiderme de la bractée est d'autant plus allongée, ses membranes moins sinueuses, son épaisseur et sa largeur moindres, que la région qu'il recouvre est moins éclairée.*

3° *L'épaississement des membranes est plus grand et la cuticule plus épaisse dans l'épiderme supérieur, qui peut même ressembler aux fibres de sclérenchyme. Cet état est plus marqué au niveau des grosses nervures.*

4° *Le parenchyme supérieur subit un allongement et des transformations correspondant à ceux de l'épiderme qui le recouvre.*

5° *Les stomates, plus abondants à la face inférieure, ou en nombre égal sur les deux faces dans les parties éclairées, diminuent en nombre avec l'éclairement et disparaissent complètement dans les régions placées à l'obscurité. Le renversement des parenchymes et de la chlorophylle n'est donc pas accompagné par un renversement des stomates dans les bractées.*

3°. — TRANSPARENCE DU SCLÉRENCHYME AU POINT DE VUE DE L'ASSIMILATION. — ASSIMILATION ET RESPIRATION DES CAPITULES.

Si l'on examine les coupes de toutes les portions engainantes des bractées foliacées de l'involucre, et celles de la totalité des bractées proprement dites, on voit que la chlorophylle est beaucoup plus abondante à la face inférieure.

Dans un certain nombre de bractées, pour atteindre cette chlorophylle, la lumière n'a que l'épiderme inférieur à traverser, le parenchyme chlorophyllien touchant à cet épiderme (fig. 52, pl. VI, etc.).

Dans beaucoup d'autres (fig. 10, pl. III, etc.), la lumière doit traverser en outre une couche hypodermique, d'épaisseur assez grande, formée en totalité ou en partie par du sclérenchyme, souvent très épaissi. L'assimilation se fait-elle quand même malgré le stéréome? En un mot, *le sclérenchyme est-il transparent pour l'assimilation?*

Cela paraît très probable; mais encore est-il nécessaire de

le démontrer. Une série d'expériences, faites à l'aide des appareils de MM. Bonnier et Mangin, nous permettent de répondre à la question précédente par l'affirmative.

Première expérience. — Des capitules de *Barkhausia alpina* ont été fendus, vidés complètement de leurs graines et de leurs fleurs; les bractées externes, très petites, dont la structure est rudimentaire au point de vue du stéréome, ont été enlevées; enfin le pédoncule a été coupé le plus près possible du capitule.

Les deux moitiés de l'involucre ont été replacées l'une sur l'autre de façon que la lumière frappât exclusivement la face inférieure; l'assimilation ne peut alors se faire qu'au travers de l'épaisse bande de stéréome hypodermique inférieure (fig. 10, pl. III), puisque la face supérieure n'est pas éclairée.

Deux capitules, ainsi préparés, ont été placés dans une atmosphère formée de :

$$\left.\begin{aligned} CO^2 &= 3,64 \\ O &= 18,40 \\ Az &= 77,97 \end{aligned}\right\} 100$$

Après une exposition de quinze minutes au soleil, la température extérieure étant de 33°5, la composition de l'atmosphère est devenue pour un même volume d'azote :

$$\begin{aligned} CO^2 &= 1,90 \\ O &= 19,38 \end{aligned}$$

Dix-neuf minutes après, la température extérieure étant au soleil de 40°, l'analyse de l'atmosphère a donné pour le même volume d'azote que précédemment :

$$\begin{aligned} CO^2 &= 0,77 \\ O &= 21,18 \end{aligned}$$

Deuxième expérience. — Deux capitules de *Microlonchus Delilianus* ont été vidés comme les précédents; toutes les bractées ont la même structure de la base à la pointe (fig. 60, pl. V). La chlorophylle se trouve renfermée dans un véritable étui de sclérenchyme non interrompu. Si l'assimilation a

lieu, elle ne peut se faire qu'au travers du sclérenchyme, quelle que soit la direction des rayons lumineux.

Ces capitules sont placés dans un milieu gazeux qui présente la composition suivante :

$$\left.\begin{array}{r} CO^2 = 15,68 \\ Az = 67,49 \\ O = 16,83 \end{array}\right\} 100$$

Température extérieure, 30°.

L'analyse de cet air, après une exposition de vingt minutes à la lumière diffuse et une exposition de six minutes au soleil, a donné pour un égal volume d'azote :

$$\begin{array}{r} CO^2 = 13,35 \\ O = 17,12 \end{array}$$

Ces expériences montrent d'une façon certaine que le sclérenchyme est transparent pour l'assimilation, puisque dans les deux cas, il y a eu décomposition de l'acide carbonique.

Troisième expérience. — Trois bractées du deuxième verticille d'*Helianthus annuus* ont été placées dans une atmosphère composée de :

$$\left.\begin{array}{r} CO^2 = 5,01 \\ Az = 77,84 \\ O = 17,35 \end{array}\right\} 100$$

Elles ont subi l'action d'un soleil assez vif pendant dix minutes. L'analyse de l'atmosphère faite à ce moment donne :

$$\begin{array}{r} CO^2 = 0,29 \\ O = 21,96 \end{array}$$

L'acide carbonique décomposé est de 4,72.

Quatrième expérience. — Trois bractées internes du cinquième verticille du même capitule sont placées dans une atmosphère formée de :

$$\left.\begin{aligned} CO^2 &= 1,54 \\ O &= 19,82 \\ Az &= 78,64 \end{aligned}\right\} 100$$

Après sept minutes d'éclairage à la lumière diffuse et treize minutes à un soleil plus ardent que dans la troisième expérience, l'analyse du milieu gazeux donne, pour le même volume d'azote :

$$\begin{aligned} CO^2 &= 0,18 \\ O &= 20,87 \end{aligned}$$

L'acide carbonique décomposé est de 1,36 seulement, c'est-à-dire à peine le tiers de celui qui a été décomposé par les bractées externes dans un temps plus court, à un soleil moins vif.

Ceci n'a rien que de normal ; la chlorophylle étant moins abondante dans les verticilles internes, l'assimilation y est moins forte.

Mais la respiration ne subit pas ces variations. Il doit donc arriver un moment où elle fera équilibre à l'assimilation dans une même *bractée*. Ce résultat doit évidemment varier avec le nombre des verticilles et l'imbrication relative des bractées, c'est-à-dire avec les capitules considérés.

La chlorophylle étant rare ou nulle dans les verticilles internes, la respiration l'emporte dans leurs bractées.

D'autre part, l'assimilation et la respiration augmentent avec la température, mais cette augmentation est plus forte pour la respiration. Il peut donc se faire qu'à une température basse, la respiration soit masquée par l'assimilation; que, la température s'élevant, les deux fonctions s'équilibrent; puis finalement, à une température plus élevée encore, que ce soit la respiration qui l'emporte, non seulement dans une même bractée, mais dans un même *involucre*. C'est ce que confirment les expériences suivantes :

Cinquième expérience. — Les involucres de *Microlonchus* de la deuxième expérience ont été laissés dans l'atmosphère qui contenait alors :

$CO^2 = 13,35$
$O = 17,12$

Pour un volume de 67,49 d'azote, la température étant 33°.

Après une exposition de dix-huit minutes à un soleil vif, la température étant à l'extérieur de 38°, l'analyse a fourni, pour un même volume d'azote :

$CO^2 = 13,62$
$O = 16,75$

Les involucres restent exposés au soleil pendant douze minutes, mais le ciel est nuageux, et la température extérieure s'abaisse à environ 34°. L'analyse donne à ce moment les résultats suivants :

$CO^2 = 13,62$
$O = 16,75$

Pour le même volume d'azote.

Une nouvelle prise de gaz, après dix-huit minutes d'éclairage, le temps étant moins nuageux, la température 35°,5, donne à l'analyse

$CO^2 = 14,08$
$O = 16,43$

Pour le même volume d'azote.

Enfin, quinze minutes plus tard, à un soleil plus vif, et à la température de 39°, l'analyse a fourni :

$CO^2 = 14,78$
$O = 15,72$

Il faut conclure de là que, dans ces *involucres*, *l'assimilation qui a été au début plus forte que la respiration, a été vaincue par elle sous l'influence de l'élévation de la température. Celle-ci ayant baissé, les deux fonctions sont redevenues égales, enfin la température ayant de nouveau augmenté, la respiration l'a encore emporté.*

Ces expériences montrent combien il est nécessaire de ne pas opérer à des températures trop élevées, sous peine d'obtenir des résultats erronés.

Il est indispensable aussi de bien débarrasser les capitules des paillettes, graines et fleurs, car si les bractées internes peuvent modifier les résultats de l'assimilation ou l'annihiler, les diverses parties de la fleur qui n'assimilent pas et respirent beaucoup ne peuvent qu'exagérer les précédents résultats.

Sixième expérience. — Ainsi, six capitules en fleur de *Microlonchus* n'ont pas été dégarnis de leurs graines, les paillettes sont restées et les fleurs coupées au sommet de l'involucre. Ils ont été placés dans une atmosphère formée de :

$$\left.\begin{array}{r} CO^2 = 3,12 \\ O = 17,67 \\ Az = 79,20 \end{array}\right\} 100$$

La température est alors de 33°, extérieurement.

Une demi-heure après, la température est de 38°, et l'analyse donne pour le même volume d'azote :

$$\begin{array}{r} CO^2 = 7,57 \\ O = 13,40 \end{array}$$

La production d'acide carbonique a été considérable.

Des résultats analogues ont été obtenus avec des capitules de *Barkhausia alpina* pourvus de leurs graines.

Il y a donc des capitules qui, à une température donnée, ont une assimilation plus faible que leur respiration. Ces capitules sont ceux chez lesquels la chlorophylle est le moins abondante, c'est-à-dire ceux qui sont pourvus d'un involucre à verticilles plus nombreux, à bractées mieux imbriquées et non foliiformes, où le stéréome prédomine.

Septième expérience. — Il y a aussi des *capitules à dispositions inverses des précédents*, chez lesquels l'assimilation l'emporte à cette même température, ainsi qu'on peut s'en convaincre par les résultats suivants :

Quelques capitules d'*Inula Helenium* placés dans une atmosphère formée de :

$$\left.\begin{array}{r} CO^2 = 12,46 \\ O = 16,66 \\ Az = 70,88 \end{array}\right\} 100$$

à la température extérieure de 33°, à un soleil peu ardent, donnent un mélange gazeux, formé, après treize minutes d'éclairage, par :

$$\begin{array}{r} CO^2 = 11,53 \\ O = 17,30 \end{array}$$

Pour un même volume d'azote.

Conclusions :

1° *Le sclérenchyme est transparent pour l'assimilation;*

2° *Les bractées externes des involucres assimilent plus que les internes, qui peuvent ne plus assimiler du tout, mais respirer seulement, étant entièrement privées de chlorophylle;*

3° *Il peut se faire que, dans un même involucre, comme résultante générale, l'assimilation et la respiration se fassent équilibre ou que l'une dépasse l'autre, suivant les conditions de température;*

4° *A une température moyenne, il peut se faire même que certains capitules respirent plus qu'ils n'assimilent à cause de la respiration très forte des organes internes de ces capitules. Dans les autres, l'assimilation l'emporte.*

4°. — PRÉSENCE ET ROLE DE L'INULINE DANS LES CAPITULES DES COMPOSÉES.

L'inuline ($C^{12}H^{10}O^{10}$), découverte en 1804 par M. V. Rose, a été signalée dans les racines d'un grand nombre de Composées (Aunée, Bardane, Topinambour, etc.), et dans celles de quelques familles voisines. C'est une substance de réserve qui s'accumule dans les racines pour servir plus tard au développement de la plante.

Elle ne se trouve que très rarement dans les organes verts, tige et feuilles. Mais elle existe en grande quantité dans *les bractées de l'involucre*, *le réceptacle*, *les paillettes et soies du réceptacle*, *les rayons de l'aigrette*, *la corolle et même la*

graine en voie de développement d'un assez grand nombre de Composées, en particulier dans toutes les Cynarocéphales.

Elle est surtout remarquablement abondante dans l'*Artichaut*, la *Bardane*, les *Onopordon*, *Kentrophyllum*, *Chamæpeuce*, *Cirsium*, *Carduus tenuiflorus*, diverses *Centaurées*, etc.

Plus rare dans les Corymbifères, elle existe dans les *Helianthus*, le *Carpesium cernuum*, à la fois dans les bractées et le réceptacle. L'*Helianthus annuus* en contient déjà très peu dans ses bractées.

Elle se retrouve dans le réceptacle seul, et en petite quantité, dans les *Inula dysenterica*, *I. Pulicaria*, *I. Conyza*, *I. Vaillantii*, et dans le réceptacle du *Pyrethrum Parthenium*. Chose assez bizarre, elle manque dans les capitules de l'*Inula Helenium*, qui lui a donné son nom.

Enfin dans les Chicoracées, elle se rencontre en très petite quantité dans les capitules du *Prenanthes purpurea* seulement.

Lorsque l'inuline est très abondante, elle est répandue dans tous les tissus; dans le cas contraire, elle se localise de préférence autour des faisceaux libéroligneux, où elle forme des masses presque circulaires. C'est ce qui a lieu dans la plupart des Cynarocéphales; les cristaux isolés dans le parenchyme sont plus rares, quelle que soit la plante observée.

La bractée de l'involucre ne renferme pas de l'inuline dans toute sa longueur; la partie complètement exposée à la lumière en est toujours dépourvue; mais plus on se rapproche de la base, plus la chlorophylle diminue et plus l'inuline est abondante. Cette localisation dans les parties de la plante placées à l'obscurité soulève la question de savoir *si l'obscurité est nécessaire à l'élaboration de l'inuline, ou si du moins elle la favorise*. L'affirmative me paraît probable.

En effet, cette substance se trouve plus abondamment dans les involucres à verticilles très nombreux, bien imbriqués, où par suite la lumière pénètre plus difficilement. Les capitules de ce genre se trouvent surtout dans les Cynarocéphales. Aussi les Corymbifères et les Chicoracées sont-

elles mal partagées sous le rapport de l'inuline du capitule.

En outre les bractées externes contiennent moins de sphérocristaux que les internes qui présentent des parties moins éclairées. Si la lumière peut atteindre la majeure partie de la bractée, l'inuline reste confinée dans le réceptacle (Corymbifères). Les bractées foliiformes ne renferment que très rarement de l'inuline; et lorsqu'elle s'y trouve, c'est vers la base seulement, c'est-à-dire dans la région la moins éclairée.

D'autre part, on peut se demander quel est le rôle de cette substance dans les capitules. Est-ce un *produit d'élimination*, comme on serait tenté de le croire, dès l'instant que les bractées de l'involucre sont des organes essentiellement annuels qui se flétrissent à la maturité du fruit? Ou bien est-ce plutôt une *réserve de courte durée* qui se forme lors du développement des bractées, passe ensuite dans le réceptacle et finalement est utilisée par les fruits en voie de développement?

Il est facile de résoudre la question en comparant des capitules à divers degrés de développement : de très jeunes capitules, d'autres en fleur et enfin ceux où les bractées commencent à se flétrir et où la graine est à peu près mûre.

Le meilleur type que l'on puisse choisir est l'*Artichaut*, dont les capitules de divers âges ont séjourné pendant quelque temps dans l'alcool à 90°.

Un capitule d'Artichaut de la grosseur du pouce contient déjà de l'inuline en petite quantité dans son réceptacle; les bractées, dont le mésophylle est formé de cellules encore homogènes, n'en contiennent pas encore.

Un capitule, de taille deux à trois fois plus grande que le précédent, présente déjà beaucoup plus d'inuline; cette substance se trouve en égale abondance dans le réceptacle et les bractées de l'involucre, plus différenciées.

Un troisième capitule un peu plus âgé, presque de taille à être mangé, renferme de l'inuline en quantité de plus en plus grande.

C'est au moment où l'on cueille les Artichauts que l'inu-

line atteint son maximum dans le réceptacle et les bractées, c'est-à-dire au moment où la fleur et le fruit vont se développer.

Dans les capitules en fleurs, l'inuline est encore abondante, mais le réceptacle en contient plus que les bractées; les soies du réceptacle, les rayons de l'aigrette, la corolle en renferment aussi. L'ovaire présente alors un embryon en voie de développement; les futurs cotylédons contiennent des sphéro-cristaux en groupes volumineux; les téguments eux-mêmes en présentent parfois.

Enfin, au moment où les bractées de l'involucre sont en train de se flétrir et où la graine est complètement développée, l'inuline a totalement disparu des bractées, du réceptacle, des soies, et même du fruit. Ce n'est qu'accidentellement que se montre parfois un sphéro-cristal isolé, dernier vestige d'une substance si abondante auparavant.

Cette disparition complète de l'inuline dans les capitules à maturité montre bien que *ce n'est pas un produit d'élimination, mais une réserve* qui ne diffère de celle que contiennent les racines qu'en ce qu'elle est absorbée presque immédiatement après sa formation.

La durée de la réserve et son abondance varient du reste suivant les Composées observées.

L'Artichaut est un type où elle est à la fois en très grande quantité et de longue durée. Il en est de même pour l'*Onopordon*, la *Bardane*, etc.

Mais aussi cette réserve peut s'épuiser de bonne heure, bien avant la complète maturité du fruit. C'est ce qui a lieu dans le *Carduus nutans*, la *Centaurea Calcitrapa*, etc., qui, dans leurs capitules sur le point de fleurir, n'offrent plus trace d'inuline.

C'est par la présence de cette réserve que l'on peut s'expliquer la grande rapidité avec laquelle se développent les capitules de certaines Composées, ainsi que leurs fruits.

Cette réserve, étant utilisée de bonne heure pour le développement des diverses parties de la fleur et du fruit, expli-

que pourquoi les bractées de l'Artichaut deviennent moins succulentes quand la plante est, selon l'expression vulgaire, trop avancée ; le fond au contraire reste plus développé, mais ne tarde pas lui-même à devenir de moins en moins nutritif (1).

La solubilité très grande de l'inuline dans l'eau chaude permet de comprendre aussi pourquoi l'artichaut cru est plus nourrissant que l'artichaut cuit. Mais il ne faudrait pas croire que l'eau chaude dissout toute l'inuline. Il suffit de placer en effet dans l'alcool ordinaire des bractées d'artichaut cuit pour y trouver au bout de quelques jours des sphéro-cristaux.

En résumé :

1° *L'inuline du capitule des Composées est une réserve de courte durée, entièrement utilisée pour le développement de l'ovaire et pour celui de l'embryon.*

2° *Rare dans les Chicoracées et les Corymbifères, elle est au contraire caractéristique des Cynarocéphales.*

B. — **Autres plantes.**

I. — BRACTÉES.

1. *Involucres.*

On trouve des inflorescences plus ou moins rapprochées de celles des *Composées* dans les *Ambrosiacées*, *Dipsacées*, *Campanulacées*, *Plombaginées*, *Renonculacées*, *Ombellifères*, *Caryophyllées*, *Légumineuses*, les *Camellia*, etc.

L'orientation des bractées de leur involucre, ou des bractées mères des fleurs, est analogue à celle de la feuille, soit horizontale, soit verticale, ou à celle de la bractée ordi-

(1) C'est à l'inuline que l'Artichaut doit évidemment une partie de sa saveur. Il en est de même pour les *Cirsium palustre*, *Cirsium eriophorum*, *Onopordon*, dont les réceptacles sont alimentaires; pour le *Sylibum Marianum* dont les capitules sont parfois mangés en guise d'Artichauts. C'est probablement aussi pour cette raison que le goût des tubercules de Topinambour se rapproche beaucoup de celui de l'Artichaut.

naire, ou elle tient à la fois de l'une et de l'autre, du moins dans les verticilles externes incomplètement transformés en bractées.

a. *Involucres formés par un seul verticille de bractées horizontales ou verticales.* — Certains de ces involucres entourent une fleur caduque assez petite par rapport à leurs bractées, ou bien sont situés sur l'axe à une certaine distance de la fleur. Aussi y trouve-t-on le type de structure ordinaire de la feuille, hétérogène avec parenchyme palissadique à la face supérieure.

Il en est ainsi dans les *Eranthis hyemalis Salisb.* (fig. 11, pl. VIII), les diverses Anémones, sauf *A. Hepatica* L., les *Hacquetia epipactis*, *Conium maculatum*, etc.

D'autres involucres sont verticaux ou presque verticaux ; la structure y est homogène arrondie (fig. 12, pl. VIII) : *Scandix Pecten Veneris* L. *Anemone Hepatica* L., etc. : ou bien palissadique sur les deux faces : *Daucus Carotta* L., etc.

b. *Involucres formées de bractées proprement dites.* — Ce sont ceux d'*Ulex Europæus* L., et de *Camellia*. La structure de ces involucres donne dans tous les verticilles et dans toute la longueur de leurs bractées le type hétérogène renversé arrondi. Les lacunes sont très développées à la face supérieure. Dans le parenchyme lacuneux des bractées des *Camellia*, on trouve des cellules irrégulières pierreuses, beaucoup plus abondantes que dans la feuille.

Il faut rapprocher aussi de ces involucres ceux de *Xanthium*, formés de bractées soudées, et qui présentent le type hétérogène renversé arrondi, incolore et non lacuneux à la face supérieure (involucres femelles) (fig. 21, pl. VIII).

c. *Involucres à verticilles externes formés de bractées foliiformes.* — Ce sont les plus intéressants sinon les plus nombreux.

Nous prendrons comme type le capitule de *Dipsacus*

Fullonum L. Les bractées externes de l'involucre sont allongées et foliiformes (fig. 1, α pl. VIII); leur structure se rapproche de beaucoup de celle des bractées α et β du *Carduus nutans*.

Une coupe au niveau *aa* (fig. 2, pl. VIII) comprend trois régions ayant des types différents de structure ; une région *z*, où le parenchyme est partout incolore, lacuneux à la face supérieure; deux régions *yy'* qui ne diffèrent de *z* que par la chlorophylle qui se développe dans la partie dense, enfin deux régions rudimentaires y_1, et y_1', où la chlorophylle s'étend en petite quantité dans le parenchyme lacuneux.

Au niveau *bb* (fig. 3, pl. VIII), la coupe se complique par l'adjonction sur les côtés de deux parties homogènes palissadiques, qui vont en augmentant à mesure que l'on se rapproche de *cc*. Le parenchyme inférieur des régions yy_1, $y'y'_1$, est encore arrondi, mais tend à s'allonger en palissade.

La coupe *cc* (fig. 3, pl. VIII) diffère de *bb* par le parenchyme vert des régions yy_1, $y'y_1$, qui est nettement palissadique, par la diminution des lacunes en *z*, yy_1, $y'y'_1$, et la réduction de ces régions ; enfin par l'augmentation de la portion *xx'*.

Enfin au niveau *dd* (fig. 4, pl. VIII), les régions *z*, *y*, *y'* sont confinées autour du faisceau médian ; la région *xx'* forme à elle seule les parties latérales, autrement dit le limbe.

Dans les bractées plus internes de l'involucre (fig. 5 β pl. VIII) le limbe n'existe plus. La coupe au niveau *aa* est formée entièrement par du parenchyme hétérogène renversé (fig. 6, pl. VIII).

Au niveau *bb*, on retrouve encore deux types de structure (fig. 7, pl. VIII); les parties latérales sont formées de parenchyme palissadique homogène, le reste est hétérogène renversé.

Enfin dans les bractées mères des fleurs (fig. 8 γ, pl. VIII), la région *aa* est formée (fig. 9, pl. VIII) par du parenchyme presque scléreux et entièrement incolore, mais très distinct des faisceaux.

Au niveau *bb*, la coupe est formée entièrement de parenchyme hétérogène renversé palissadique à la face inférieure, arrondi et un peu lacuneux à la face supérieure, moins chlorophyllienne (fig. 10, pl. VIII).

Toutes ces bractées sont pourvues d'un hypoderme aqueux plus ou moins développé.

Dans les externes seules la nervure médiane est saillante et incolore ; dans toutes les autres, elle s'enfonce dans le parenchyme.

On retrouve une structure analogue, sauf le stéréome médian, dans les divers *Scabiosa*, les *Knautia*, et le *Jasione montana* L. ; avec la même disposition du stéréome dans l'*Eryngium Campestre* L.

Le type des involucelles, abstraction faite du nombre de côtes, variable suivant les genres, est fourni par les *Knautia*. Le parenchyme chlorophyllien arrondi se divise en deux parties, l'inférieure parfois très verte, la supérieure parfois incolore, séparées l'une de l'autre par une large bande de fibres de sclérenchyme, plus ou moins épaisses. La coupe a l'aspect d'une couronne irrégulière au centre de laquelle se trouve la graine.

Cette structure se rapproche beaucoup de celle de l'involucre femelle de *Xanthium*, mais l'involucelle des *Dipsacées* n'atteint pas la dureté de l'involucre des Ambrosiacées.

Quant aux bractées mères des fleurs, elles rappellent celles du *Dipsacus Fullonum*, et sont homogènes incolores à la base (*Scabiosa atropurpurea*) ou hétérogènes incolores (*S. graminifolia*), ou sont réduites à des poils (*Knautia*), rappelant ceux de certaines Composées.

Dans les *Caryophyllées*, les *Dianthus* ont un involucre de bractées élargies à la base et subulées à la pointe. La coupe de la partie élargie présente dans toute son étendue le type hétérogène renversé lacuneux avec une bande fibreuse médiane.

La région subulée est homogène palissadique lacuneuse sur les deux faces et le stéréome est fasciculaire seulement.

Les capitules d'*Armeria maritima* ont un involucre dont les bractées externes, rabattues et soudées, entourent le pédoncule comme une sorte de gaine. Cette disposition rappelle celle des *Echinops*; la structure est aussi la même. Le type de parenchyme est hétérogène arrondi normal, c'est-à-dire que la partie dense et plus chlorophlyllienne se trouve à la face supérieure; l'inférieure est lacuneuse, peu chlorophyllienne dans la partie moyenne et terminale, incolore vers la base (fig. 22, pl. VIII). — Les bractées dressées de l'involucre sont formées de parenchyme homogène assez dense; les bractées mères des fleurs externes, de parenchyme lacuneux homogène chlorophyllien.

Les bractées mères des fleurs internes sont de plus en plus réduites ; le parenchyme, incolore, se localise autour de la nervure médiane et sur les côtés il disparatt, les deux épidermes restant accolés, état absolument analogue à celui des paillettes d'un certain nombre de Composées.

Le stéréome des bractées rabattues est formé d'îlots médians; dans les autres bractées, il est hypodermique supérieur, bien développé au niveau de la nervure médiane seulement, l'épiderme supérieur étant lui-même très cutinisé.

Enfin certains involucres sont réduits à un seul verticille de bractées foliiformes, qui sont formées dans leur moitié inférieure de parenchyme hétérogène renversé, lacuneux à la face supérieure; dans le reste de la bractée, le parenchyme est homogène arrondi. Il en est ainsi dans l'involucre du *Nigella damascena* L.

2. *Spathes.*

La spathe de beaucoup de Monocotylédones présente en coupe la structure hétérogène renversée; le parenchyme est arrondi à la base et quelquefois palissadique vers la pointe. C'est une structure bien différente de celle de la feuille, qui est généralement pourvue de parenchyme homogène, palissadique sur les deux faces.

Le parenchyme supérieur de la spathe, très lacuneux généralement, est recouvert d'un épiderme à cellules très allongées qui se soulève très facilement dans toute son étendue.

On trouve le type hétérogène partout arrondi dans le *Galanthus nivalis* L., beaucoup d'*Allium*, etc. Dans l'*Allium porrum*, la portion terminale de la spathe, après être devenue palissadique à la face inférieure dans la région moyenne, tend à redevenir homogène vers la pointe par l'apparition d'îlots de parenchyme vert palissadique à la face supérieure.

Dans les *Narcissus*, la spathe n'est plus lacuneuse à la face supérieure, mais le parenchyme, formé de grandes cellules, est incolore et différent de l'unique rang de parenchyme chlorophyllien à pigment jaunâtre (1).

La spathe des *Aroïdées* et des *Iridées* est moins différenciée que les précédentes, en ce sens que le parenchyme supérieur y est incolore, mais de même forme que l'inférieur, et les lacunes y sont médianes. Le parenchyme y est arrondi, tandis que dans la feuille il est palissadique : hétérogène dans les *Arum*, homogène dans les *Iris*.

3. *Bractées situées sur l'axe, et bractées mères des fleurs dans les épis*, etc.

Lorsque la bractée est apprimée soit contre l'axe, soit contre une fleur ou tout autre organe, elle a une structure hétérogène renversée dans toute sa longueur. Il en est ainsi dans les bractées axillaires du *Petasites*, etc.; dans les bractées mères des fleurs des épis: *Plantaginées* (2) *Verbénacées*, dans les bractées de l'épi des *Graminées*, etc.

Mais si la bractée n'est plus apprimée, elle présente, suivant qu'elle est horizontale ou verticale, le type hétérogène normal de la feuille ou le type homogène: *Corydalis bulbosa*, *Helleborus fœtidus*, etc.

(1) Il est important, pour cette étude des spathes, de les prendre à l'état jeune, à cause de leur marcescence fréquente.

(2) Ces bractées rappellent complètement les bractées verticales de l'involucre de l'*Armeria maritima*, quant à la disposition du stéréome.

4. *Calices.*

On retrouve des états absolument analogues dans les sépales des divers calices. Certains sépales de *Rosier* offrent un parenchyme hétérogène renversé dans toute la partie basilaire, et du parenchyme hétérogène normal dans leur limbe rudimentaire.

Dans les *Lychnis Githago* L., toute la portion du sépale qni enveloppe le fruit est formée de parenchyme arrondi, incolore, sans lacunes à la face supérieure; le parenchyme inférieur est en partie palissadique et très chlorophyllien (fig. 14, pl. VIII). La partie foliacée des sépales offre le type homogène palissadique dans toute son étendue comme le limbe de la feuille.

Les cristaux mâclés sont plus abondants dans la région basilaire, et leur disposition bien différente de celle de la région foliacée; ils forment à la base seulement, sous l'épiderme supérieur, une bande qui s'incurve au niveau de chaque nervure, de façon à envelopper le liber (1) (fig. 14 et 15, pl. VIII). Une structure analogue se retrouve dans les *Lithospermum*, etc.

Beaucoup de calices ont des sépales à structure partout hétérogène renversée : *Primula sinensis*, *Dianthus*, *Armeria maritima*, *Plumbago capensis*, *Vicia sativa*, etc., etc. Le parenchyme est partout arrondi.

D'autres calices ont une structure homogène, lacuneuse ou non, à cellules arrondies ou irrégulières. On peut citer parmi les calices du type homogène dense : le *Symphytum officinale*, etc. ; parmi ceux du type lacuneux : beaucoup de *Labiées*, les *Pulmonaires*, etc. (fig. 16, pl. VIII).

Enfin il y a des calices où l'on trouve à un même niveau plusieurs types de structure. Il en est ainsi dans les sépales

(1) Cette disposition curieuse des cristaux en rangée sous-épidermique se retrouve dans beaucoup de calices cristalligènes: *Géraniacées*, *Malvacées*, *Crucifères*, etc.

de *Cynoglossum* qui sont homogènes palissadiques sur les côtés, lorsque le milieu est hétérogène renversé, etc.

Si l'on ajoute que dans les diverses bractées qui viennent d'être étudiées, la formation du stéréome, les variations de l'épiderme et des stomates, sont absolument comparables à celles des bractées d'orientation semblable dans les Composées, on voit que l'on pourrait répéter ici presque la totalité des conclusions particulières qui sont relatives à cette famille.

On peut donc, d'une manière très générale, tirer de l'étude des bractées dans les diverses inflorescences et des calices, cette conclusion très importante :

La structure des bractées et des sépales est presque toujours différente de celle des feuilles végétatives ; elle est beaucoup plus variée tant au point de vue de la conformation des parenchymes que des dispositions du stéréome.

II. — FEUILLES VÉGÉTATIVES.

Une feuille végétative complète comprend trois parties : la gaine, le pétiole et le limbe. Ces trois parties sont le plus souvent orientées d'une manière différente; le limbe est ou horizontal, ou vertical, mais alors éloigné de l'axe; le pétiole est plus ou moins oblique; enfin la gaine est toujours verticale, mais apprimée contre l'axe. Aux différences d'orientation correspondent des différences de structure.

1. *Structure comparée de la gaine et du limbe.*

On trouve des feuilles engainantes dans toutes les *Ombellifères*, diverses *Renonculacées*, etc., parmi les *Dicotylédones;* dans la plupart des *Monocotylédones*.

a. *Renonculacées*. — La gaine d'un *Ranunculus* (*R. lingua*, par exemple) donne en coupe, dans toute son étendue,

un parenchyme arrondi, dense et chlorophyllien à la face inférieure, lacuneux et incolore à la face supérieure (fig. 13, pl. VIII).

Le limbe est hétérogène normal, c'est-à-dire présente du parenchyme palissadique à la face supérieure, lacuneux à l'inférieure.

b. *Ombellifères*. — Dans cette famille, le limbe de la feuille est généralement hétérogène normal.

La gaine est formée de parenchyme arrondi non lacuneux. A la face inférieure les cellules sont petites et chlorophylliennes, au nombre de deux à trois assises ; à la face supérieure le parenchyme est incolore, formé de grandes cellules. C'est encore une structure du type hétérogène renversé (fig. 23, pl. VII).

c. *Liliacées*. — Dans les *Allium* à feuilles rondes, le parenchyme de la gaine est arrondi, chlorophyllien à la face inférieure, incolore et collenchymateux à la face supérieure. Il n'y a jamais de lacune centrale, ni de parenchyme homogène comme dans la portion arrondie de la feuille végétative.

d. *Graminées*, *Cypéracées*, *Joncées*, *Iridées*, etc. — Dans toutes ces familles le parenchyme de la gaine est arrondi, de même forme sur les deux faces ; mais celui de la face supérieure est incolore. Une autre différence avec le limbe consiste daus les lacunes médianes toujours très accusées dans la gaine, quand même le limbe n'en présente pas. S'il y a des faisceaux de sclérenchyme sous l'épiderme supérieur du limbe, ils sont réduits ou nuls dans la gaine (fig. 19 et 20, pl. VIII). Les faisceaux hypodermiques de la face inférieure ne subissent aucune modification.

Les *Arum* ont une gaine analogue comme structure, mais le limbe est hétérogène normal.

2. *Stipules engainantes.*

Il arrive assez souvent qu'une stipule soit engainante, en partie ou en totalité. Le type des stipules entièrement engainantes est fourni par le *Trifolium pratense*, par exemple. La coupe des stipules de cette plante donne encore une structure hétérogène renversée dans toute son étendue. Il n'y a pas de lacunes, mais sous l'épiderme supérieur les cellules sont sclérifiées et rappellent celles des sépales du calice de la même plante (fig. 17, pl. VIII).

Le type des stipules partiellement engainantes est fourni par les *Ononis*. Dans l'*O. spinosa* L., une portion seulement des stipules embrasse la tige; les parties latérales sont rabattues et horizontales. Une même section fournit quatre types différents, au milieu du parenchyme incolore homogène *z*; puis du parenchyme dense hétérogène renversé *yy'*, analogue à celui de la gaine des *Ombellifères;* en *xx'*, du parenchyme homogène lacuneux, presque palissadique, et enfin en *vv'* du parenchyme hétérogène normal (fig. 18, pl. VIII).

C'est absolument la structure qui a déjà été signalée dans les bractées foliiformes d'un grand nombre d'involucres, et dans certains sépales.

3. *Base élargie de divers pétioles; base des feuilles opposées amplexicaules.*

Dans le *Bidens tripartita*, et quelques autres plantes, on trouve des pétioles élargis à la base, qui présentent en coupe une structure renversée avec des lacunes à la face supérieure incolore.

Dans la région basilaire des feuilles radicales de Scorzonères, Salsifis, etc., on trouve aussi une structure hétérogène renversée, lacuneuse, le limbe étant homogène palissadique.

Dans les feuilles opposées du *Lychnis Githago*, etc., la région basilaire présente plusieurs types de structure analogues à ceux des stipules engainantes d'*Ononis*, lorsque le limbe est partout homogène palissadique.

4. *Gaine des Equisétacées.*

La gaine des Equisétacées rappelle la structure de celle des *Allium*, dont elle ne diffère que par la présence des tissus de soutien hypodermiques bien développés.

Si l'on ajoute que les variations de l'épiderme et des stomates sont analogues à ce qui a été décrit dans les bractées, en résumé, on pourra donc dire que *dans les feuilles végétatives, la gaine, quand elle existe, les stipules engainantes, les parties des feuilles apprimées contre l'axe ont toujours une structure différente du limbe et le parenchyme y est du typehétérogène renversé, et partout arrondi. Les stomates manquent à la face non éclairée où l'épiderme est très allongé.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Quelle est la cause des nombreuses variations de structure qui viennent d'être passées en revue dans les organes foliaires?

Il nous paraît rationnel de les attribuer en grande partie à l'orientation de ces organes par rapport à la lumière.

En effet deux organes de même orientation ont la même structure; au contraire la structure en est différente quand l'orientation n'est pas la même.

Mais pour éviter des erreurs d'interprétation, il est indispensable de considérer l'organe foliaire au moment où se fait la différenciation des parenchymes, c'est-à-dire qu'il faut en suivre le développement.

Considérons un capitule adulte de *Carduus nutans* (fig. 1',

pl. VI). L'orientation de quelques-unes des bractées y est différente à l'état jeune, et c'est ce qui permet de comprendre pourquoi certaines de leurs parties ont une structure différente de celle que commanderait l'orientation finale.

Les bractées foliiformes α et β (fig. 23, pl. VI) sont peu serrées, plus allongées et plus larges que les suivantes γ. Leur orientation du début est celle de l'âge adulte, mais la région pétiolaire est plus verticale. Le limbe est incomplètement caché, ainsi que les côtés de la partie pétiolaire, par les bractées γ. Ce limbe est horizontal comme celui des feuilles ordinaires; aussi présente-t-il la même structure dans toute la partie pointillée horizontale (fig. 23, pl. VI). Mais au niveau *dd*, la région médiane (1) cachée par la bractée γ, a sa face supérieure moins éclairée que l'inférieure; aussi cette région a-t-elle une structure renversée par rapport à la précédente. La région latérale (3) étant orientée comme la feuille en garde la structure. Enfin il existe une région intermédiaire (2) qui se trouve également éclairée sur les deux faces et par suite fournit le type de structure homogène.

De cette façon, on comprend qu'il doive se trouver à ce niveau trois types de structure différents (fig. 24, *dd*, 1, 2, 3, pl. VI).

La seule inspection de la figure 23, pl. VI, montre que la partie cachée va en augmentant. En même temps la position devient de plus en plus verticale. Dès lors la partie palissadique diminue, devient arrondie, et à la base, la bractée se trouve avoir sa face supérieure entièrement cachée, et sa structure y est alors partout hétérogène renversée, comme il convient à une bractée plus éclairée à sa face inférieure.

On pourrait faire des remarques analogues sur tous les organes foliaires qui présentent à un même niveau des types de structure différents. Les portions où le type est hétérogène renversé ont toutes leur face supérieure cachée plus ou moins complètement, soit par l'axe, soit par les fleurs,

les fruits ou les bourgeons (stipules d'*Ononis*, base des feuilles opposées, bractées foliiformes des capitules, sépales de divers calices, etc.).

Les bractées γ de *Carduus nutans* sont aussi peu serrées, et elles sont verticales au moment de la différenciation des parenchymes. Il en résulte un éclairement égal sur les deux faces, sauf tout à fait à la base où la face supérieure est cachée par les bractées δ. Aussi le parenchyme y est-il homogène partout, sauf dans une partie très restreinte de la région basilaire, où la structure est hétérogène renversée.

Ce cas est celui d'un grand nombre de bractées, surtout de sépales de calices, ou de parties de bractées. Il suffit pour égaliser l'éclairement sur les deux faces que la bractée ou partie de bractée soit verticale, et suffisamment grande pour que la face supérieure ne soit pas cachée par la fleur ou le fruit : Sépales du *Lychnis Githago*, des *Hellébores*, etc. Cette structure homogène se retrouve encore dans toute la région non recouverte par le fruit, lorsque les fleurs, quoique plus grandes que les sépales, sont caduques : *Labiées*, etc.

Mais si la fleur ou le fruit sont plus petits que les bractées, ou si la fleur est caduque, mais que l'orientation de celles-ci soit horizontale en tout ou partie, au moment de la différenciation des parenchymes, on retombe évidemment dans la structure hétérogène normale (Sépales du *Rosier*, etc., involucres des *Éranthis*, *Hacquetia*, etc.).

Les bractées δ sont les plus curieuses. Dans le capitule adulte (fig. 1′ et 25, pl. VI), ces bractées ont la gaine apprimée verticalement contre les autres bractées, et la partie terminale rabattue plus ou moins horizontalement. On devrait s'attendre à trouver dans la région rabattue le type hétérogène normal, lorsqu'en réalité, on y trouve du parenchyme *hétérogène renversé*, *palissadique à la face inférieure!*

L'étude du développement montre qu'au moment où se

fait la différenciation des parenchymes, la bractée est partout verticale, et sa face supérieure moins éclairée que l'inférieure. La structure est donc bien conforme à l'orientation; elle persiste à l'état adulte malgré le rabattement tardif. Des cas absolument analogues sont fournis par un grand nombre d'involucres, en particulier par ceux d'*Helianthus annuus* (fig. 26, pl. VI), etc.

Quant à l'apparition du parenchyme palissadique à la face inférieure, elle est très probablement due à ce que dans les Composées précédentes, le réceptacle étant plan, la bractée se trouve, lors de la différenciation des parenchymes, couchée plus ou moins sur ce réceptacle de façon à ce que les radiations lumineuses, tombant presque perpendiculairement à la face inférieure, y déterminent l'allongement des cellules.

L'orientation explique encore pourquoi toute la région non rabattue des bractées δ, fortement apprimée contre la bractée suivante, est incolore à la face supérieure, ce qui n'a pas lieu dans la région rabattue, assez lâche pour laisser pénétrer la lumière sur cette même face.

Cette orientation de la gaine des bractées δ est analogue à celle des gaines dans les feuilles végétatives, et à celle de beaucoup de parties d'organes foliaires à face supérieure cachée totalement; aussi n'est-il pas étonnant d'y retrouver une structure analogue.

C'est si bien une question d'orientation que si la disposition de la bractée par rapport à la lumière devient inverse, la structure inverse se trouve aussitôt (verticille rabattu des involucres d'*Echinops* et d'*Armeria*).

Les verticilles internes ε où la gaine prédomine, offrent par suite le type renversé dans toute leur longueur.

Quant à la chlorophylle, elle est naturellement liée à l'éclairement. Elle est de moins en moins abondante à mesure que l'on se rapproche de l'intérieur du capitule.

Les paillettes et les soies du réceptacle, les bractées mères des fleurs des capitules sont soustraites totalement ou à peu près à l'action de la lumière. Aussi le type le plus commun est-il le type homogène. En tout cas, le parenchyme, quand il existe, y reste incolore; l'organe foliaire est étiolé naturellement.

Il est alors très naturel de conclure de là que *la feuille, homogène au début, prend corps suivant la direction et l'intensité des rayons lumineux qu'elle reçoit au moment de sa différenciation.*

Mais comme cette direction et cette intensité peuvent varier dans des conditions déterminées, on devra trouver des dispositions du mésophylle correspondantes, faciles à prévoir à l'avance. Ces dispositions peuvent se ramener à deux groupes principaux :

1° L'éclairement est égal sur les deux faces. — Disposition *homogène.*

2° L'éclairement est inégal sur les deux faces. — Disposition *hétérogène.*

1° *La lumière agit également sur les deux faces.* — Deux cas sont à considérer :

a. *La lumière n'arrive pas à l'organe foliaire.* —La chlorophylle ne pouvant se différencier, le parenchyme reste *arrondi et incolore.* Comme ce parenchyme peut être dense ou lacuneux, ce premier cas renferme déjà deux variétés de parenchyme incolore homogène.

Rares dans les feuilles végétatives (écailles des rhizômes, des bulbes, base des feuilles de *Jacinthe*, etc.), elles sont communes dans l'inflorescence en capitule dans toutes les bractées que n'atteint pas la lumière (bractées mères des fleurs, paillettes, soies, aigrette).

La variété la plus commune est le type dense; le type lacuneux est rare (bractées mères des fleurs dans les *Scabieuses*, *Armeria*, etc.; base des sépales de *Dianthus*, etc.).

b. La lumière atteint l'organe foliaire. — Il y a lieu de faire encore deux divisions :

α. La lumière est peu intense. — Le parenchyme devient *chlorophyllien*, mais reste *arrondi.* Il peut évidemment y avoir alors deux variétés, l'une dense, l'autre lacuneuse.

Ces deux variétés sont communes soit dans le limbe des feuilles, soit dans les bractées. Elles manquent dans toutes les gaines normales.

β. La lumière est très intense. — Le parenchyme devient alors *palissadique* sur les deux faces. Il y a une variété dense et une variété lacuneuse.

Ces deux variétés sont communes dans le limbe des feuilles végétatives, mais elles sont relativement plus rares dans les bractées. Elles manquent dans les gaines complètement engainantes.

2° *La lumière est plus intense sur une face que sur l'autre.* — La face la plus éclairée devient aussitôt plus chlorophyllienne et souvent plus dense, et le parenchyme acquiert la structure hétérogène.

Les diverses variétés du parenchyme hétérogène peuvent se ramener à deux groupes, suivant que la face la plus éclairée est la face supérieure ou l'inférieure ; ces variétés sont évidemment renversées les unes par rapport aux autres.

a. La face supérieure est la plus éclairée. — Comme cette disposition est celle de la généralité des feuilles végétatives horizontales, elle sera désignée sous le nom de *normale.* Le type hétérogène normal présente neuf variétés :

α. La lumière atteint les deux faces, les radiations lumineuses sont suffisantes pour provoquer la formation de parenchyme palissadique à la face supérieure. — Deux variétés sont possibles, dont l'une lacuneuse à la face inférieure ; c'est le type hétérogène classique si commun dans les limbes horizontaux, rare dans les bractées proprement dites et nul dans les gaines normales.

La variété à parenchyme inférieur dense, mais distinct

comme forme et moins chlorophyllien, est bien plus rare.

β. *La lumière est insuffisante pour provoquer à la face supérieure du parenchyme palissadique.* — Deux variétés sont possibles, l'une dense, l'autre lacuneuse.

Les deux variétés de parenchyme arrondi normal hétérogène sont rares. Elles ne se trouvent guère qu'aux niveaux de passage entre deux structures différentes dans les gaines ou parties engainantes des feuilles et les bractées foliacées.

γ. *La lumière n'arrive plus à la face inférieure.* — Cette face reste *incolore*, mais peut être dense ou lacuneuse. Quatre variétés sont possibles, suivant que le parenchyme supérieur est arrondi ou palissadique. Sur ces quatre variétés, nous ne pouvons en signaler qu'une seule : le type arrondi chlorophyllien, à la face supérieure, lacuneux et incolore à la face inférieure : encore est-elle remarquablement rare et ne se trouve-t-elle que dans les bractées rabattues de l'involucre de l'*Échinops* et de l'*Armeria*, bractées qui entourent le pédoncule comme une gaine.

δ. Enfin si *la lumière qui arrive à la face supérieure n'est pas suffisante pour provoquer la formation de la chlorophylle, mais est assez intense pour amener l'état dense du parenchyme supérieur, l'inférieur étant lacuneux*, le type qui en résulte est encore hétérogène normal, quoique incolore. Ce type se trouve tout à fait à la base des gaines renversées de l'involucre d'*Échinops* et d'*Armeria* seulement.

b. La face inférieure est la plus éclairée. — La structure est encore hétérogène, mais comme elle est inverse de la précédente, elle sera dite *renversée*.

Il est évident que l'on peut y trouver les neuf variétés du groupe précédent, mais inverses :

α. Le type hétérogène renversé, palissadique à la face inférieure, dense ou lacuneux à la face supérieure. Ces deux variétés sont assez rares, tant dans les bractées que dans le limbe des feuilles végétatives. Elles manquent dans les gaines normales.

β. Le type arrondi hétérogène renversé n'existe pas dans les limbes des feuilles végétatives. En revanche, il existe dans la partie supérieure des gaines, et dans la presque totalité des bractées.

La variété à face supérieure dense moins chlorophyllienne est assez rare et ne se trouve guère qu'aux niveaux de passage entre deux structures opposées.

γ. La lumière n'arrivant pas à la face supérieure, cette face peut être dense ou lacuneuse incolore, l'inférieure arrondie ou palissadique.

Les quatre variétés possibles se rencontrent dans les bractées ou les gaines, mais non dans le limbe des feuilles végétatives, sauf dans le cas des feuilles sessiles, dont la base est plus ou moins engainante.

δ. Enfin le type hétérogène renversé incolore, très rare dans les feuilles et dans les gaines, est au contraire commun à la base de nombre de bractées de l'involucre dans l'inflorescence en capitule.

On peut résumer ce qui précède dans les tableaux suivants :

Type homogène.

			Feuilles végétatives.		Bractées.
			Limbe.	Gaine.	
Arrondi.	Incolore	Dense	R. Écailles et parties foliaires souterraines ou non éclairées.	Nul.	C. Bractées et parties diverses de bractées dans les capitules, paillettes, soies, aigrette.
		Lacuneux.	T. R.	Nul.	A. R.
	Chlorophyllien	Dense	T. C.	Nul.	T. C.
		Lacuneux.	C.	Nul.	C.
Palissadique		Dense	T. C.	Nul.	A. C.
		Lacuneux.	A. C.	Nul.	A. C.

Type hétérogène.

				Feuilles végétatives.		Bractées.
				Limbe.	Gaine.	
Normal..	Face supérieure à parenchyme arrrondi chlorophyllien.	Face inférieure incolore.	Dense (1)........	Nul.	Nul.	Nul.
			Lacuneuse.......	Id.	Id.	T.R.(Verticille renversé des *Échinops* et *Armeria*).
		Face inférieure chlorophyllienne.	Dense...........	R. } Types. de	Nul } dans gaines complètement	R. } Types de
			Lacuneuse.......	Id. } passage.	Id. } engainantes.	Id. } passage.
	Face supérieure à parenchyme chlorophyllien palissadique.	Face inférieure incolore.	Dense (2)........	Nul.	Nul.	Nul.
			Lacuneuse (3)....	Id.	Id.	Id.
		Face inférieure chlorophyllienne.	Dense...........	R.	Nul.	R.
			Lacuneuse.......	T. Commun.	Id.	A. R.
Face supérieure à parenchyme dense incolore, l'inférieure étant lacuneuse incolore..................				Nul?	Id.	R. R. (Base du vert. renversé d'*Échinops*, d'*Armeria*).

Type hétérogène.

				Feuilles végétatives.		
				Limbe.	Gaine.	Bractées.
Renversé.	Face inférieure à parenchyme chlorophyllien arrondi.	Face supérieure incolore.	Dense	Nul.	T. C.	Commun.
			Lacuneuse	Id.	Commun.	Commun.
		Face supérieure chlorophyllienne.	Dense	Id.	A. C. niveaux de passage.	A. C.
			Lacuneuse	Id.	A. C. niveaux de passage.	T. C.
	Face inférieure à parenchyme chlorophyllien palissadique.	Face supérieure incolore.	Dense	Id.	Nul.	A. R. Base du calice de *Lychnis Githago*, portions de bractées dans certains capitules.
			Lacuneuse	Id.	Id.	R. Portions de bractées dans divers capitules (Dipsacées, etc.).
		Face supérieure chlorophyllienne.	Dense	Rare.	Id.	A. R. Diverses portions de bractées dans les capitules.
			Lacuneuse	A. R. (Dans le cas de retournement du limbe seulement.)	Id.	A. R. Parties de bractées (*Helianthus*, etc.).
	Face inférieure dense incolore, la supérieure étant lacuneuse incolore			Nul?	Id.	Commun à la base des bractées de certains capitules

Sur ces vingt-quatre types possibles, trois seulement restent à trouver dans les organes foliaires. Ce sont les types numérotés (1), (2) et (3). La majeure partie de ces types est spéciale aux bractées, qui en possèdent vingt-un, les feuilles douze et les gaines quatre seulement.

En résumé général, on peut tirer comme conclusions dominantes de ce travail :

1° *La structure des bractées diffère presque toujours de celle des feuilles végétatives, soit par son stéréome, soit par la forme et la disposition des parenchymes.*

2° *L'orientation du limbe des feuilles végétatives étant peu variée, les types de structure sont eux-mêmes peu nombreux ; la structure y est homogène ou hétérogène normale ; accidentellement on y trouve le type hétérogène renversé (renversement du limbe).*

3° *L'orientation de la gaine est constante et telle qu'on y trouve toujours le type hétérogène renversé arrondi.*

4° *L'orientation des bractées est excessivement variable ; la plupart des cas possibles s'y rencontrent, principalement dans l'inflorescence en capitule ; aussi y trouve-t-on toutes les variétés de structure des parenchymes et toutes les transitions entre la structure la plus élevée et la plus dégradée des organes foliaires, car l'étiolement s'y produit normalement. Chaque type de structure peut se prévoir en tenant compte de l'orientation au moment de la différenciation des parenchymes.*

La disposition prédominante des parenchymes est le type hétérogène renversé arrondi.

5° *L'absence totale de chlorophylle ou la présence de lacunes en quantité égale sur les deux faces ne doivent pas empêcher de considérer une structure comme homogène.*

6° *Un parenchyme incolore dont une face est dense, l'autre lacuneuse ; un parenchyme de même forme ou non sur ses deux faces, mais où la chlorophylle est plus abondante sur l'une d'elles, appartiennent au type hétérogène.*

7° *Le parenchyme hétérogène n'est pas nécessairement palissadique sur la face la plus éclairée.*

Ce travail a été fait au laboratoire de botanique de la Sorbonne, sous la bienveillante direction de M. Gaston Bonnier, dont les précieux conseils ne m'ont jamais fait défaut. Je le prie d'agréer l'expression de ma vive reconnaissance.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHES III, IV ET V

Obs. — *Les schémas de toutes ces planches ont la même notation : es. = épiderme supérieur ; ei. = épiderme inférieur ; scl. = sclérenchyme ; col. = collenchyme ; ps. = parenchyme scléreux ; paq. = parenchyme aqueux ; pl. = parenchyme lacuneux ; pp. = parenchyme palissadique ; pd. = parenchyme dense arrondi ; pi. = parenchyme incolore ; cs. = canaux sécréteurs.*

La chlorophylle est indiquée par des points plus serrés sur la face où elle est le plus abondante. — Lorsque les faisceaux latéraux n'ont pas de stéréome, ils ne sont pas indiqués dans la plupart des schémas. Le stéréome est représenté par des hachures : obliques pour le sclérenchyme, horizontales pour les parenchymes scléreux et aqueux, et le collenchyme.

CHICORACÉES (PL. III).

Fig. 1. — *Catananche cærulea.* — Coupe schématique d'une bractée interne (4e verticille et suivants) de l'involucre.
Fig. 2. — *Scolymus maculatus.* — Id.
Fig. 3. — *Tolpis barbata.* Bractée externe rabattue.
Fig. 4 (*aa*) et 5 (*bb*). — Coupes de la bractée, fig. 3, aux niveaux *aa* et *bb*.
Fig. 6. — *Tolpis barbata.* Bractée interne verticale.
Fig. 7. — Coupe de la bractée, fig. 6, au niveau *aa*.
Fig. 8. — *Zacintha verrucosa.* Forme des bractées.
Fig. 9 (*aa*). — Coupe de la bractée, fig. 8, au niveau *aa*.
Pig. 10. — *Barkhausia fœtida.* Coupe de la base des bractées internes.
Fig. 11. — *Crepis tectorum.* Id.
Fig. 12. — *Crepis pulchra.* Id.
Fig. 13. — *Hyoseris radiata.* Id.
Fig. 14. — *Arnoseris minima.* Coupe de la base des bractées.
Fig. 15. — *Lampsana communis.* Id.
Fig. 16. — *Cichorium Intybus.* Bractée interne de l'involucre.
Fig. 17 (*aa*) et 18 (*bb*). — Coupes de la bractée, fig. 16, aux niveaux *aa* et *bb*.
Fig. 19. — *Picridium vulgare.* Coupe de la base des bractées internes.
Fig. 20. — *Seriola ætnensis.* Id.
Fig. 21. — *Hedypnois polymorpha.* Id.
Fig. 22. — *Leontodon autumnale ; Hypochœris.* Id. — *Les pointillés l longs qui bordent le parenchyme chlorophyllien indiquent, ainsi que dans les figures analogues, la position des petites cellules (laticifères) dans le stéréome.*
Fig. 23. — *Mulgedium alpinum.* Base des bractées internes.

Fig. 24. — *Prenanthes purpurea; Chondrilla; Crepis paludosa*. Id.
Fig. 25. — Genres *Tragopogon*, *Scorzonera*, *Podospermum*, etc. Id.
Fig. 26. — *Taraxacum Dens-Leonis*. Id.

CORYMBIFÈRES (PL. IV).

Fig, 27. — Schémas des genres *Gnaphalium*, *Helichrysum*, *Phagnalon*.
Fig. 28. — *Artemisia vulgaris*. Coupe de la base des bractées internes.
Fig. 29. — *Carpesium cernuum*, *Inula*. Id.
Fig. 30. — *Asteriscus aquaticus*. Id.
Fig. 31. — *Buphtalmum salicifolium*. Id.
Fig. 32. — *Santolina Chamæcyparissus*. Id.
Fig. 32'.— *Achillæa Ptarmica*. Bractée du 5e verticille.
Fig. 33 (*aa*) et 34 (*bb*). — Coupes de la bractée, fig. 32', aux niveaux *aa* et *bb*.
Fig. 33'. — *Diotis candidissimus*. Bractées internes.
Fig. 35. — *Tanacetum vulgare*. Id.
Fig. 36. — *Cota tinctoria*. Coupe de la base des bractées internes.
Fig. 37. — Genre *Anthemis*, *Pyrethrum Parthenium*. Id.
Fig. 38. — *Homogyne alpina*. Id.
Fig. 39. — Genres *Chrysanthemum*, *Plagius*, *Matricaria*, *Solidago*. Id
Fig. 40. — *Matricaria*. Disposition des canaux sécréteurs (faisceau médian).
Fig. 41. — *Micropus perpusillus*. Coupe schématique des bractées internes.
Fig. 42. — *Calendula officinalis*. Id.
Fig. 43. — *Jasonia tuberosa*. Id.
Fig. 44. — *Adenostyles alpina*. Id.
Fig. 45. — *Senecio Doria*. Id.
Fig. 46. — *Stenactis annua* et *Conyza ambigua*. Id.
Fig. 47. — *Bellidiastrum Michelii*. Id.
Fig. 48. — *Chrysocoma Linosyris*. Id.
Fig. 49. -- *Eupatorium cannabinum*. Id.
Fig. 50. — *Erigeron canadense*. Id.
Fig. 51. — *Liguluria sibirica* et *L. speciosa*. Id.
Fig. 52. — *Bellis perennis*. Id.
Fig. 53. — Genres *Doronicum*, *Tussilago*, etc. Id.

CYNAROCÉPHALES (PL. V).

Fig. 54. — *Echinops sphærocephalus*. Bractée de rang moyen (involucre spécial).
Fig. 55. — *Echinops sphærocephalus*. Bractée interne (involucre spécial).
Fig. 56. — *Galactites tomentosa*. Base des bractées internes.
Fig. 57. — *Sylibum Marianum*. Base d'une bractée externe.
Fig. 58. — *Sylibum Marianum*. Coupe au niveau du rabattement dans une bractée du 5e verticille.
Fig. 59. — *Onopordon Acanthium*. Bractée du 5e verticille et suivants.
Fig. 60 (*aa*); 61 (*bb*); 62 (*cc*); 63 (*dd*); 64 (*ee*); 65 (*ff*); 66 (*gg*); 67 (*hh*). — Coupes de la bractée, fig. 59, aux niveaux *aa*, *bb*, *cc*, *dd*, *ee*, *ff*, *gg*, *hh*.
Fig. 68. — *Cynara Scolymus*. Partie terminale des bractées de rang moyen.
Fig. 69. — *Centauræa Cineraria*. Id.
Fig. 70. — *Carthamus tinctorius*. Bractée du 5e verticille de l'involucre.
Fig. 71 (*aa*); 72 (*bb*); 73 (*cc*); 74 (*dd*); 75 (*ee*); 76 (*ff*). — Coupes de la bractée, fig. 70, aux niveaux *aa*, *bb*, *cc*, *dd*, *ee*, *ff*.

Fig. 77. — *Carduncellus mitissimus*. Coupe du limbe d'une bractée externe.
Fig. 78. — *Serratula tinctoria*. Région terminale des bractées.
Fig. 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85. — *Chamæpeuce Casabonæ*. Coupes successives d'une même bractée, de la base à la pointe.

PLANCHE VI

Fig. 1'. — *Carduus nutans*. Capitule adulte, forme d'automne, montrant l'orientation des diverses bractées α, β, γ, δ, ε, à l'état adulte.
Fig. 1. — Bractées α, face et profil.
Fig. 2 [(*ee*)—α]; 3 [(*dd*)—α] — [(*ee*)—β]; 4 [(*cc*)—α]; 5 [(*bb*)—α]; 6 [(*aa*)—α]. — Coupes de la bractée α aux niveaux *aa*, *bb*, *cc*, *dd*, *ee*, et de la bractée β au niveau *ee*, fig. 3. (*Dans ces coupes et les autres schémas des pl. VI et VIII, les régions v et v' = parenchyme palissadique hétérogène normal; x et x' = parenchyme palissadique homogène; y et y' = parenchyme hétérogène renversé, souvent arrondi; z = parenchyme hétérogène incolore.*)
Fig. 7. — *Carduus nutans*. Bractée β (2e verticille). Face et profil.
Fig. 8. — Coupe schématique de la bractée β au niveau *aa*.
Fig. 9. — *Carduus nutans*. Bractées γ (3e verticille et suivants). Face et profil.
Fig. 10 [(*ee*)—γ]; 11 [(*aa*)—γ]. — Coupes des bractées γ aux niveaux *aa* et *ee*.
Fig. 12. — *Carduus nutans*. Bractées δ (6e verticille et suiv.). Face et profil.
Fig. 13 [(*aa*) — δ]; 14 [(*bb*) — δ]; 15 [(*cc*) — δ)]; 16 [(*dd*) — δ]; 17 [(*ec*) — δ]; 18 [(*ff*) — δ]; 19 [(*gg*)—δ]; 20 [(*hh*)—δ]. — Coupes d'une bractée δ aux niveaux *aa*, *bb*, *cc*, *dd*, *ee*, *ff*, *gg*, *hh*.
Fig. 21. — *Carduus nutans*. Bractées internes ε (voisinage des fleurs).
Fig. 22 [(*aa*)—ε]. — Coupe de la bractée ε au niveau *aa* et *bb*.
Fig. 23. — Disposition des bractées α et γ les unes par rapport aux autres et par rapport à la lumière. (*La partie pointillée de α reçoit seule la totalité des rayons lumineux; le reste est caché par la bractée γ.*)
Fig. 24 (*dd*). — Coupe schématique correspondant au niveau *dd* dans les bractées α et β, fig. 23. (*Les flèches indiquent la direction de la lumière.*) — 3 = région hétérogène normale; 1 = région hétérogène renversée; 2 = zone de passage homogène, dans la bractée α.
Fig. 25. — Profils schématiques des bractées δ, montrant l'accroissement de la gaîne à mesure qu'elles se rapprochent de l'intérieur du capitule. Le niveau du rabattement *rr* suit la même progression; il en est de même de la région située à l'obscurité.
Fig. 26. — *Helianthus tuberosus*. Coupe d'une bractée de l'involucre montrant le parenchyme palissadique, hétérogène renversé.

PLANCHE VII

Fig. 1. — *Helianthus tuberosus*. Coupe schématique de la base d'une paillette du réceptacle.
Fig. 2. — *Buphthalmum salicifolium*. Id.
Fig. 3. — *Scolymus maculatus*. Id. — Au milieu du schéma on voit la cavité occupée par le fruit.
Fig. 4. — *Bidens* et *Hypochæris*. Base des paillettes du réceptacle.
Fig. 5. — *Asteriscus aquaticus*. Id.
Fig. 6. — *Anthemis*. Id.

Fig. 7, 8, 8', 9, 10, 10', 11, 12, 12', 13, 13', 14. — Formes diverses de la coupe des soies du réceptacle de l'Artichaut et des autres Composées à réceptacle soyeux.

Fig. 15 δ. — Bractée δ du *Carduus nutans*, montrant les régions *a'*, *b'* et *c'*, *a*, *b* et *c* des épidermes supérieur et inférieur.

Fig. 16 [(*es*) — δ]. — Accidents de surface, forme superficielle et coupe des régions *a'*, *b'* et *c'* de l'épiderme supérieur de la bractée δ, fig. 15.

Fig. — 17 [(*ei*) — δ]. — Id. Épiderme inférieur de la bractée δ, fig. 15. En *a* on voit des papilles *p*; en *b*, *c* et *c'* des stomates *st*.

Fig. 18. — *Cichorium Intybus*. Forme de l'épiderme supérieur d'une bractée de l'involucre.

Fig. 21. — *Xanthium strumarium*. Coupe schématique de l'involucre femelle.

Fig. 23. — Coupe de la gaîne d'une Ombellifère (*Scandix Pecten-Veneris*).

PLANCHE VIII

Fig. 1. — *Dipsacus Fullonum*. Bractée externe α de l'involucre.

Fig. 2 [(*aa*) — α]; 3 [(*bb*) — α, et (*cc*) — α]; 4 [(*dd*) — α]. — Coupes schématiques de la bractée α, fig. 1, aux niveaux *aa*, *bb*, *cc*, *dd*.

Fig. 5. — *Dipsacus Fullonum*. Bractée interne β de l'involucre.

Fig. 6 [(*aa*) — β]; [(*bb*) — β]. — Coupes de la bractée β aux niveaux *aa* et *bb*.

Fig. 8. — *Dipsacus Fullonum*. Bractées mères des fleurs γ.

Fig. 9 [(*aa*) — γ]; 10 [(*bb*) — γ]. — Coupes des bractées γ aux niveaux *aa* et *bb*.

Fig. 11. — *Eranthis hyemalis*. Coupe des bractées de l'involucre.

Fig. 12. — *Scandix Pecten-Veneris*. Id.

Fig. 13. — *Ranunculus Lingua*. Coupe de la gaîne d'une feuille.

Fig. 14. — *Lychnis Githago*. Coupe de la portion soudée des sépales.

Fig. 15. — *Lychnis Githago*. Coupe de la portion libre foliiforme.

Fig. 16. — Coupe des sépales du calice (Pulmonaire, Labiées, etc.).

Fig. 17. — *Trifolium pratense*. Coupe de la stipule complètement engainante.

Fig. 18. — *Ononis spinosa*. Coupe de la stipule partiellement engainante.

Fig. 19. — Coupe du limbe d'une feuille de Graminée.

Fig. 20. — Coupe de la gaine de la même Graminée.

Fig. 21. — *Xanthium strumarium*. Portion de la coupe, fig. 21, pl. VII.

NOUVELLES OBSERVATIONS

SUR LES

CELLULES A MUCILAGE

DES GRAINES DE CRUCIFÈRES

Par M. J. D'ARBAUMONT.

On sait que les graines mûres d'un certain nombre de plantes appartenant à diverses familles et notamment à celle des Crucifères contiennent, dans leurs cellules périphériques — ou épidermiques, — une substance mucilagineuse qui a la propriété de se gonfler considérablement dans l'eau.

Ces cellules ont souvent attiré l'attention des botanistes, et elles ont donné lieu à d'assez nombreux travaux sur la bibliographie desquels on peut consulter : A.-B. Franck, *Sur la signification anatomique et l'origine des mucilages végétaux* (1), et Godfrin, *Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiospermes*, p. 93.

Est-ce à dire que le sujet soit épuisé? Nous ne le pensons pas, et nous nous proposons de le reprendre dans ce mémoire, en nous cantonnant dans la famille des Crucifères, et en nous plaçant à un point de vue qui nous paraît avoir été un peu négligé jusqu'ici, celui de la structure intime de ces curieux organismes et de leur mode de formation.

(1) Mémoire analysé dans le *Bull. Soc. bot.*, 1867, *Rev. bibl.*, p. 21 et suiv. Voir aussi *Bull.*, 1859, p. 232 et suiv. l'analyse du mémoire classique de Hofmeister.

Il importe avant tout de nous rendre bien compte de l'état actuel de nos connaissances à leur égard.

Plusieurs opinions ont été émises sur la nature et la valeur anatomique des cellules à mucilage. D'après certains auteurs, leurs parois resteraient minces, et la substance mucilagineuse s'accumulerait comme un dépôt dans leur cavité qu'elle finirait par remplir tout entière. Pour d'autres, le mucilage se formerait uniquement dans la paroi externe des cellules qui, par suite de cette formation, s'épaissirait considérablement. Enfin, on a aussi soutenu que cet épaississement doit provenir de la soudure intime des membranes externes de cellules filles qui se seraient successivement formées dans la cellule épidermique primitive (1).

La seconde de ces opinions est généralement admise aujourd'hui, et nous la trouvons notamment exposée dans les *Traités de botanique* de MM. Sachs et Van Tieghem.

Étudiant d'une manière générale les phénomènes de gélification des membranes cellulaires, M. Van Tieghem s'exprime en ces termes :

« Dans certaines couches de la membrane, la cellulose se transforme souvent en une substance isomère, de consistance cornée à l'état sec, qui sous l'influence de l'eau se gonfle énormément et forme une sorte de gelée ou de mucilage ; les couches ainsi modifiées sont dites *gélifiées*. Elles ne se colorent ni par l'iode, ni par le chlorure de zinc iodé ; la potasse et les acides les gonflent encore davantage. »

L'auteur, indiquant ensuite les divers lieux d'élection des phénomènes de gélification, constate qu'ils peuvent se produire : 1° dans la couche externe de la membrane, ce qui est le cas pour les spores des Pilulaires, la gaine des Nostocs, les cellules polliniques, etc. ; 2° dans la couche interne, comme on l'observe dans les feuilles de divers Saules, Cytyses, etc. ; 3° enfin dans « les couches moyennes de la membrane, dont la couche externe se cutinise et forme une

(1) Godfrin, *loc. cit.*

mince cuticule. » C'est ce dernier mode de gélification qui provoquerait la dégénérescence mucilagineuse des cellules périphériques : 1° dans le fruit de la Sauge; 2° dans les graines du Lin, du Cogniassier et de certaines autres plantes, dans un grand nombre de Crucifères, parmi lesquelles M. Van Tieghem se borne à signaler le *Teesdalia nudicaulis*.

« Ainsi transformées, ajoute-t-il, ces couches moyennes attirent l'eau du dehors avec une grande puissance, se gonflent fortement, déchirent la cuticule non extensible et, s'il y a peu d'eau, forment une bordure hyaline autour de la graine ou du fruit; si l'eau est abondante, cette bordure s'y dilue peu à peu en une gelée claire (1). »

M. Sachs envisage les phénomènes de la même façon (2), avec cette différence cependant que, suivant lui, ce sont les épaississements internes des cellules qui se changeraient en mucilage. Il constate aussi que la masse gélatineuse, d'une façon générale et de quelque couche qu'elle provienne, se gonfle fortement dans une solution étendue de potasse, et que l'iode et l'acide sulfurique ne la colorent pas (3).

La première édition du *Traité de botanique* de M. Van Tieghem date de 1884; la même année M. Strasburger consacrait une partie du chapitre XXX de son *Manuel technique d'anatomie végétale* (4), à l'étude de la graine des Crucifères, en prenant pour exemple celle du *Capsella bursa-pastoris*, avec détails assez précis sur l'assise mucilagineuse. Pour bien fixer le point de départ de ce travail, nous croyons devoir donner ici l'analyse de sa description, avec quelques extraits des parties qui se rapportent le plus directement à notre sujet.

(1) Van Tieghem, *Traité de botanique*, 1re édit., p. 572 et 573. Les phénomènes de gélification sont exposés dans les mêmes termes dans la seconde édition de cet ouvrage, en cours de publication, p. 563 et 564.

(2) J. Sachs, *Traité de botanique*, trad. française, p. 49.

(3) D'après M. Poulsen, au contraire (*Microchimie végétale*, trad. française, p. 94), les mucilages se distingueraient des gommes par la couleur bleue ou violette qu'ils acquièrent par l'iode et la couleur bleue ou violet brunâtre qu'ils prennent par l'iode et l'acide sulfurique.

(4) 1re édit., trad. française, p. 346 et suiv.

Le tégument des graines du *Capsella*, comme le montre une figure jointe au texte du *Manuel* et que nous reproduisons (Pl. IX, fig. 1), se compose de trois couches. La couche interne est formée d'une assise unique de cellules à parois presque incolores et à section assez sensiblement rectangulaire, qui contiennent de petits grains d'aleurone (*a*). La deuxième, colorée, non pas en brun foncé, comme le dit M. Strasburger, mais bien en jaune clair, se décompose elle-même en deux assises cellulaires, formées, l'une d'éléments écrasés et aplatis, ayant pris l'aspect d'une lamelle anhyste (*b*), l'autre de cellules un peu épaissies dans leurs parois interne et radiales seulement, la paroi externe étant restée très mince et peu distincte (*b'*). Enfin la couche externe ou épidermique (*c*), — la seule dont nous ayons à nous occuper ici, — « a, dans la glycérine, l'apparence d'une pellicule homogène incolore; les cellules qui la composent sont très aplaties et l'on peut à peine y reconnaître une cavité ».

Après cette lecture de la coupe radiale du tégument, M. Strasburger constate qu'en l'examinant du dehors, on aperçoit facilement le contour des cellules polygonales tabulaires de la couche externe, au centre de chacune desquelles se voit une partie assez mal délimitée et très réfringente. Puis il continue en ces termes :

« Si on laisse arriver de l'eau à la coupe par les bords du couvre-objet, on voit les cellules de la couche externe se gonfler rapidement et se voûter vers le dehors; à leur centre on remarque une petite colonne très réfringente. Le lumen n'existe plus; la cellule est entièrement comblée par les couches d'épaississement de sa membrane, dont les internes sont très réfringentes, tandis que les externes ne le sont que peu. Ces couches internes d'épaississement forment la columelle centrale, qui fait très fortement saillie à la surface de la graine, en même temps que les espaces intercellulaires disparaissent. Les membranes gonflées laissent voir le plus souvent une stratification nette. Si l'eau continue à arriver à la préparation, la cuticule des cellules se brise et les cel-

ches d'épaississement externes s'échappent au dehors, se répandant comme un mucilage incolore dans l'eau ambiante. La columelle demeure, marquant le centre de chaque cellule (fig. 1, *c*.). Elle s'est beaucoup gonflée, et à son sommet se voient les restes des couches d'épaississement dissoutes. Les lamelles moyennes latérales restent et, attendu qu'elles ne se gonflent pas, elles paraissent maintenant moins hautes que les colonnettes... On peut se rendre compte rapidement de ces phénomènes de gonflement en examinant d'abord les coupes dans l'alcool, puis en y faisant pénétrer de l'eau sans cesser l'observation. — Cette gélification des membranes, dans les couches externes de la semence et des fruits, est un phénomène relativement fréquent, qui permet à ces organes de se coller aux corps étrangers et de s'y fixer pour germer ; d'un autre côté, ce mucilage retient à la surface de la graine une certaine quantité d'eau ».

Cette analyse tout à la fois anatomique et expérimentale du tégument séminal de la graine du *Capsella* est assurément très correcte dans la plupart de ses détails, mais elle ne nous donne qu'une idée vague de la structure intime des inclusions mucilagineuses qui remplissaient les cellules périphériques avant leur mise au contact de l'eau, et elle ne nous apprend surtout absolument rien sur la façon dont elles se sont formées, double lacune qui nous met dans l'impuissance d'en discuter et d'en reconnaître la véritable nature.

C'est pour combler cette lacune et compléter la description du savant professeur, qu'ont été instituées les recherches comparatives qui font l'objet du présent mémoire. Elles devaient naturellement commencer par l'étude attentive des cellules du *Capsella*, c'est-à-dire du type même choisi comme exemple par M. Strasburger pour toute la famille des Crucifères.

Au début, ces cellules ne présentent rien de particulier. Elles ne contiennent qu'un suc clair et incolore, avec de petits granules amyligères qui restent pour la plupart groupés autour du noyau et se fixent le plus souvent avec lui vers le

milieu de la paroi interne (fig. 2). Les choses restent ainsi jusqu'à ce que les granules, transformés en grains d'amidon, aient atteint ou soient près d'atteindre leur maximum de grosseur.

A ce moment, le noyau se soulève, traverse la cellule dans toute sa hauteur, et vient se loger au milieu de la paroi externe, entraînant avec lui la masse presque tout entière des grains d'amidon qui apparaissent alors agglutinés entre eux et souvent reliés à la paroi elle-même par une substance granulo-visqueuse, à réaction protéique (fig. 3 et 10).

Dans cette position le noyau est assez difficile à voir, soit qu'il se dissimule entièrement dans la masse des grains d'amidon dont il est entouré, soit que, commençant déjà à s'éteindre, les réactifs n'aient conservé que peu d'action sur lui. Pour le distinguer plus nettement on peut se servir de graines prises sur une grappe fructifère encore jeune, détachée du pied et mise pendant quelques jours à rafraîchir dans un vase à fleurs. Dans ces conditions, la grappe continue de végéter mais en consommant ses réserves, ce qui éclaircit beaucoup les cellules, et permet bientôt d'y apercevoir distinctement, non plus sans doute le noyau intact, mais l'empreinte du noyau très nettement marquée au milieu de la paroi externe. Ce système de sevrage de la grappe fructifère est vraiment très commode. Nous l'avons employé utilement pour l'étude des graines de plusieurs espèces.

Lorsque s'opère le mouvement d'ascension du noyau, la paroi externe est déjà et depuis longtemps dédoublée en deux minces pellicules, une pellicule externe, continue et formant cuticule, et une pellicule interne, enveloppe propre de la cellule, contre laquelle apparaissent bientôt les premières traces du dépôt cellulosique, qui remplira par la suite la cavité cellulaire tout entière, pour aboutir finalement à la formation de la columelle.

Ce dépôt se montre d'abord sous forme d'une mince calotte circulaire, d'un diamètre un peu plus étroit que celui

de la paroi externe contre laquelle elle a pris naissance, et largement évidée à son centre, c'est-à-dire à la place même naguère occupée par le noyau, lequel, son évolution ascentionnelle terminée, n'a pas tardé à s'éteindre (fig. 4).

La calotte, en s'épaississant, s'insinue circulairement entre les grains d'amidon qui commencent déjà à se dissoudre, de manière à les refouler, d'une part contre les parois latérales, de l'autre vers le centre et le fond de la cellule (fig. 4 et 15), et elle progresse de la sorte dans l'intérieur de cette dernière, en y ménageant une cavité axile, de forme ordinairement conique, qui finit par en occuper presque toute la hauteur (fig. 5).

Dans le même temps les grains d'amidon du groupe central continuent de se résorber de haut en bas, en laissant après eux en dépôt, dans la cavité axile, tout ou partie de la substance granulo-visqueuse qui les tenait auparavant agglutinés entre eux. Les vacuoles, de formes et de grandeurs variées, dont cette substance est creusée, occupent exactement la place des grains déjà disparus.

Quand on observe des cellules parvenues à ce stade d'évolution, on voit souvent cette même substance, sous une pression tant soit peu forte de la lamelle, sortir de la cavité axile et se projeter en fuseau, avec une certaine élasticité, dans l'eau ambiante, ce qui permet d'en reconnaître plus aisément la nature. On constate de la sorte, en employant les réactifs appropriés, qu'elle est formée d'une masse fondamentale de matière protéique incolore, visqueuse, entremêlée de fines granulations, et englobant, comme dans un réseau, un nombre plus ou moins considérable de grains d'amidon en voie de dissolution.

Dans une cellule vue de face au même moment, on distingue très bien par transparence l'affleurement apical de la masse protéique axile, et celui d'un dépôt périphérique de même nature provenant de la fusion des grains d'amidon qui avaient été rejetés primitivement contre les parois latérales. Ces deux régions, que la teinture d'iode colore également en

brun clair, sont séparées l'une de l'autre par le disque évidé de la calotte d'épaississement (fig. 11).

Cependant le travail de dissolution des grains d'amidon est déjà fort avancé. Il est intéressant d'en suivre les progrès. On les voit successivement absorbés et digérés en quelque sorte par la substance visqueuse qu'ils alimentent bien évidemment, et régénèrent au fur et à mesure de sa propre transformation en cellulose.

Quand les grains du groupe central ont complètement disparu, ainsi que le dépôt périphérique dont il vient d'être question, on ne trouve plus dans la cellule qu'une cavité axile à contenu granuleux, entourée dans toute sa hauteur par une couche épaisse de cellulose opaline et amorphe, provenant du développement de la calotte primitive d'épaississement, et qui a fini par remplir tout le reste de la cavité cellulaire, en se soudant intimement aux parois latérales restées très minces (fig. 5).

La substance dont la cavité axile est remplie, tout en continuant de se colorer encore en brun par l'iode, a dès lors perdu cette élasticité et cette consistance visqueuse qui la caractérisaient auparavant. Elle s'est contractée et amincie sous la pression de la couche de cellulose qui l'entoure, tantôt se dressant en colonne au centre de la cellule, tantôt plus ou moins contournée ou brusquement coudée en son milieu, tantôt affectant la forme d'un cône, évasé à sa base et plus ou moins effilé dans son tiers supérieur, avec un brusque épaississement en papille au sommet. La place de la papille est justement celle qu'était venu occuper le noyau en quittant le fond de la cellule.

Enfin, la graine approchant de la maturité, la cavité axile s'entoure d'une couche de cellulose réfringente, d'abord très mince (fig. 6), mais qui ne tarde pas à s'épaissir intérieurement et finit par combler cette cavité tout entière, en formant la partie épaissie et résistante du contenu cellulaire à laquelle M. Strasburger a donné le nom de columelle (fig. 7 et 8). Ce nom est bon, nous le lui conservons.

La columelle, chez le *Capsella bursa-pastoris*, affecte constamment la forme d'un cône tronqué très réfringent, quelquefois un peu évasé au sommet, et toujours élargi en soucoupe à la base, dans la partie qui se trouve en contact immédiat avec la paroi interne de la cellule. A propos de cette paroi, il n'est pas inutile de remarquer qu'elle est restée très mince et n'a pas plus participé que les parois latérales elles-mêmes à la formation du corps cellulosique qui comble maintenant la cellule tout entière.

Ajoutons que le cône de cellulose réfringente est très ordinairement accompagné d'une couche plus pâle qui, formée par différenciation dans la cellulose ambiante, entoure le cône dans toute sa hauteur à la façon d'un manchon et se relève finalement à la base contre les parois latérales (fig. 6 et 7). Outre les propriétés spéciales de réfringence qui le caractérisent, ce manchon se distingue encore par un système de stratification plus ou moins apparent, des autres parties du contenu cellulaire, calotte et columelle, qui sont restées absolument amorphes.

Notre description sera complète lorsque nous aurons dit encore que les stries concentriques dont la paroi externe des cellules est marquée, dans cette phase ultime de leur développement (fig. 11 et 12), correspondent à la tranche horizontale des parois inégalement hydratées de la columelle proprement dite et de son manchon. Ces stries sont régulièrement disposées autour d'un point central correspondant à une ligne idéale qui passe tout à la fois par le milieu de la columelle et par l'axe organique et de figure de la cellule. On se rappelle que c'est à ce point-là même qu'était venu se fixer le noyau au début de l'évolution cellulaire.

Cette disposition en ombilic de la paroi externe de certaines cellules à columelle est très caractéristique, et nous proposerions volontiers de donner le nom de cellules ombiliquées à toutes celles qui la présentent.

La graine est enfin arrivée à complète maturité. Les cellules épidermiques perdent alors une partie de leur eau de

constitution; elles se contractent, s'aplatissent, prennent cette consistance cornée qui caractérise à l'état sec la plupart des mucilages végétaux, et forment autour de la graine cette pellicule incolore, continue, assez épaisse et d'apparence homogène, qu'a si bien décrite M. Strasburger.

En observant cette pellicule de face, à sec, dans l'alcool ou dans la glycérine, le sommet des columelles apparaît au centre de chaque cellule comme une tache blanche très réfringérente (fig. 12), correspondant, en coupe radiale, à une sorte de petite nodosité qui fait plus ou moins saillie sur le niveau moyen de la pellicule. Les stries concentriques dont cette tache occupe le centre sont devenues très peu distinctes.

Que si l'on fait alors arriver de l'eau à la préparation, la plus grande partie de la substance interne des cellules, aussitôt réduite en mucilage, se gonfle considérablement, ce qui provoque la rupture, avec dissolution partielle, de la paroi externe, et la diffluence du mucilage dans l'eau ambiante. Seules les columelles de cellulose réfringente, qui s'étaient un peu contractées pendant la période de dessiccation, échappent à l'action de l'eau; elles se redressent avec élasticité, en reprenant leur forme et leurs dimensions premières, et on les voit alors dessiner une série de crénelures assez régulièrement espacées sur tout le pourtour de la coupe (fig. 1). Il peut se faire aussi, lorsqu'on a affaire à des graines incomplètement mûres, que quelques-unes des columelles, se détachant de la paroi interne contre laquelle elles étaient étroitement appliquées par la base, soient projetées hors de la coupe, ce qui permet de vérifier plus aisément qu'elles ont bien, comme il a été dit plus haut, la forme de petits cônes tronqués fortement élargis en soucoupe à la base.

Dans les vieilles graines les columelles se détachent moins facilement de la paroi interne avec laquelle elles ont contracté une plus forte adhérence, et elles conservent, en se redressant, la trace plus ou moins accusée des rides ou plissements qu'elles avaient naturellement contractés pendant la période de dessiccation.

Les phénomènes décrits en dernier lieu ont été fort bien observés par nos prédécesseurs, et nous n'avons eu à ajouter que peu de chose à ce qui a été dit sur ce point. On sait que, pour les bien étudier, il convient de faire arriver l'eau très lentement dans la préparation, en la mélangeant peu à peu à l'alcool ou à la glycérine dans lesquels la coupe avait été préalablement placée. L'alcool à 30 p. 100 donne d'assez bons résultats.

On peut aussi se servir avantageusement d'une solution concentrée de potasse qui gonfle un peu les cellules sans qu'il se produise ni rupture de la membrane ni émission du mucilage. On distingue alors assez bien la columelle réfringente, noyée dans une masse de cellulose opaline qui remplit le reste de la cellule.

Toutefois, quel que soit le procédé employé, les résultats ne sont jamais bien satisfaisants si l'on opère sur des graines complètement mûres. Pour se faire une idée absolument nette de la structure interne des cellules, c'est sur des graines approchant seulement de la maturité qu'il convient de faire porter ses observations. Dans ces sortes de graines, lorsqu'elles sont mises avec prudence au contact de l'eau, la rupture de la paroi externe, sous la pression moins énergique du mucilage, n'est pas instantanée; elle peut même ne pas se produire du tout, ce qui donne toutes les facilités nécessaires pour l'étude des inclusions cellulosiques dès lors parvenues à leur dernière période d'évolution. Il en sera surtout ainsi si l'on emploie des graines soumises au système de sevrage dont il a été question plus haut.

Ajoutons que, pour les graines mûres ou presque mûres, il convient de procéder par coupes minces, tandis que, pour l'étude des premières phases du développement, il suffira d'observer l'épiderme par transparence sur l'un des bords de la graine d'où l'on aura eu soin d'expulser le corps embryonnaire.

Nous disions à l'instant que, dans les graines incomplètement mûres, la rupture de la paroi externe, au contact de

l'eau, n'est pas instantanée. Nous avons pu constater en outre qu'elle peut se produire, même chez les graines mûres, de deux façons différentes, selon que la paroi adhère plus ou moins fortement au sommet de la columelle.

Lorsque cette adhérence est faible, la paroi, formée, comme il a été dit, d'une double pellicule, se détache aisément de la columelle, et reste quelque temps soulevée en forme de verre de montre avant de se rompre. Quand, au contraire, la paroi est fortement adhérente, elle forme, en se soulevant, une sorte de bourrelet circulaire autour du sommet de la columelle dont elle ne se détache pas immédiatement, et qui paraît alors, en coupe optique, accostée de deux petites arcades d'un élégant profil (fig. 8). Le bourrelet venant ensuite à se rompre, le mucilage se répand naturellement dans l'eau, et la columelle reste isolée, portant à son sommet quelques fragments de la paroi, pris à tort par M. Strasburger pour les restes de couches d'épaississement qui, en réalité, n'ont jamais existé en cet endroit (fig. 9).

Outre ces fragments, on remarque assez souvent, après l'émission du mucilage, de petites granulations réfringentes, qui paraissent échappées du sommet de la columelle, derniers vestiges de la substance granulo-visqueuse, qui stationnait auparavant dans la cavité axile et ne s'est pas complètement transformée en cellulose amorphe.

Les cellules à mucilage du *Sisymbrium Sophia*, du *Teesdalia Iberis*, de l'*Hutchinsia petræa*, de l'*Arabis Thaliana*, sont construites sur le même type ou à peu près, que celles du *Capsella*, et se comportent de même en présence de l'eau.

Dans celles du *Camelina silvestris*, la paroi externe n'adhère que très faiblement à la columelle, et de plus celle-ci est entourée d'un manchon de cellulose qui ne se diffuse qu'assez lentement dans l'eau.

L'adhérence persiste au contraire assez souvent chez l'*Erysimum Perowskianum*, dont le cône, muni de stries concentriques d'épaississement très accusées, est en outre assez souvent creusé, soit à son sommet seulement, soit sur

une partie de sa hauteur, d'entailles horizontales plus ou moins profondes, qui le font vaguement ressembler à une pièce d'échiquier. Le tout est entouré d'un étroit manchon de cellulose moins réfringente qui comble exactement les entailles du cône et ne difflue pas dans l'eau (fig. 13).

La disposition du cône en pièce d'échiquier est encore plus accusée chez le *Malcolmia maritima* (fig. 14), avec faible adhérence de la paroi à la columelle, et sans aucune trace de stries d'épaississement dans le cône.

La diffluence du mucilage est assez lente chez ces deux dernières espèces, de même que chez le *Turritis glabra* et les *Cardamine hirsuta*, *impatiens* et *pratensis*, dont les columelles, en cône plus ou moins surbaissé, sans entailles, se rapportent plus directement au type pur du *Capsella*.

Chez le *Thlaspi perfoliatum*, le développement de la calotte d'épaississement (fig. 15 et 16) aboutit d'abord à la formation d'un manchon cylindro-conique qui occupe toute la hauteur de la cellule, avec base élargie en soucoupe et assez fortement relevée contre les parois latérales.

Arrivée à cette phase d'évolution, on distingue encore très bien dans la cellule une cavité axile remplie de substance granulo-visqueuse, et qui, s'élargissant elle-même un peu à la base, se termine au sommet en un étroit canalicule. A la maturité, cette cavité sera entièrement comblée par une petite masse de cellulose réfringente, jaunâtre, en forme de cône effilé et légèrement sinueux, que l'eau ne gonfle pas, sauf dans les très vieilles graines, et qui tient exactement la place de la columelle en cône tronqué du *Capsella*.

Au contact de l'eau il y a diffluence immédiate de toute la partie extérieure du contenu cellulaire. Le manchon s'y diffuse aussi, mais plus lentement, au moins chez les graines encore jeunes, de telle sorte qu'il ne reste plus finalement au fond de la cellule que le petit cône effilé dont il vient d'être question (fig. 17).

La columelle du *Moricandia arvensis*, cylindrique et un peu élargie en papille au sommet, est entourée, à la base, de

stries ondulées qui occupent tout le fond de la cellule. Elle est formée d'une cellulose pâle, entièrement diffluente dans l'eau à la maturité, sans qu'il s'y soit formé de cône axile plus résistant, comme chez le *Thlaspi perfoliatum*. Le processus de formation est d'ailleurs le même dans les deux espèces, mais d'une observation également difficile par suite de l'extrême réfringence de la couche de cellulose opaline qui remplit alors la plus grande partie de la cellule. On ne distingue bien la columelle à ce moment que dans les cellules détachées de la coupe par le rasoir ou par pression. Ces cellules se vidant alors du reste de leur contenu, la columelle, non encore diffusible, demeure isolée, — y compris le manchon, chez le *Thlaspi perfoliatum*, — et devient par suite très visible.

Processus analogue chez l'*Iberis pinnata*, où la cavité axile s'entoure, en guise de columelle, d'une série de couches emboîtées l'une dans l'autre (fig. 18, à gauche) et présentant, dans leur ensemble, la figure d'une cloche ou d'une pyramide conique plus ou moins élancée. Les couches, qui comblent finalement toute la cavité, conservent assez longtemps un aspect granuleux, et diffluent lentement au contact de l'eau, surtout chez les jeunes graines.

Chez le *Thlaspi montanum*, les couches, refoulées au fond de la cellule, sont beaucoup plus aplaties, avec un léger relèvement au milieu.

Le hasard nous a fait rencontrer, chez l'*Iberis pinnata*, des graines, desséchées avant maturité, qui présentaient une particularité curieuse. Quelques-unes des cellules épidermiques, au lieu d'évoluer, comme les autres, dans le sens de la formation des inclusions mucilagineuses ordinaires, avaient épaissi leurs parois à la façon des cellules dites scléreuses. L'épaississement s'était produit, en effet, sur toute la surface interne de la cavité cellulaire, en ménageant un lumen assez large au centre, avec canalicules dans les parois latérales et coloration du tout en jaune foncé (fig. 18, à droite). Rien de plus frappant ni de plus instructif que le contraste

entre ces cellules ainsi ramenées au type normal des épaississements cellulosiques, et les cellules à mucilage auxquelles elles se trouvaient mêlées.

Chez les vieilles graines du *Moricandia arvensis* et de l'*Iberis pinnata*, les détails de la structure interne des cellules sont très difficiles à observer par suite de la réduction du contenu presque tout entier en une gelée quasi-amorphe qui se diffuse instantanément dans l'eau.

Il n'en est pas de même chez le *Teesdalia nudicaulis*, dont les columelles, ordinairement construites sur le même type que celles de l'*Iberis pinnata*, ou avec stratification presque horizontale, se montrent beaucoup plus résistantes à l'action de l'eau. La diffusion aqueuse ne s'y produit guère que dans les couches externes qui se projettent en boudins hors des cellules, en dessinant autour de la coupe une auréole rayonnante d'un dessin assez élégant.

Les cellules à columelles décrites en dernier lieu, depuis et y compris celles du *Thlaspi perfoliatum*, peuvent être considérées comme constituant autant de formes de passage vers toute une série d'espèces dont l'ordre des affinités devrait dès maintenant nous faire aborder l'étude.

Nous croyons utile néanmoins de la retarder un instant pour donner le pas au type aberrant des *Lepidium*, dont la description ne peut se faire utilement que par comparaison avec celle du *Capsella*, et gagnera par conséquent en clarté à ne s'en pas trouver trop éloignée. On conviendra d'ailleurs qu'il ne saurait être question en cette matière d'un système de classification bien rigoureux.

Les columelles du *Lepidium campestre*, que nous prenons pour exemple, se distinguent par certains caractères bien accusés de toutes celles que nous avons étudiées jusqu'ici, et notamment de celles du *Capsella*. Ainsi le cône plein, formé de cellulose réfringente, qui occupe, dans cette dernière espèce, toute la hauteur de la cellule, est remplacé, chez le *Lepidium*, quelque temps avant la complète maturité des graines, par une masse centrale de substance claire, parais-

sant un peu rosée par transparence, et finement granuleuse, à laquelle une couche médiocrement épaisse de cellulose réfringente, doublée en dehors de quelques couches diffusibles, plus pâles et assez vagues, sert de revêtement continu, le tout affectant la forme d'une cloche (fig. 20).

Dans les graines complètement mûres, on constate que la substance claire qui remplissait la cavité axile au dernier stade de formation, a presque entièrement disparu, et que les parois de la columelle se sont soudées intimement entre elles, sur une grande partie tout au moins de leur hauteur, pour former un corps solide, à contours très irréguliers, bien que de forme généralement conique ou trapézoïdale, et ordinairement relevé sur les bords de cordons épaissis de cellulose réfringente (fig. 21). L'aspect de ces columelles peut varier beaucoup d'une cellule à l'autre. Un trait général, c'est que la troncature du sommet, quand elle se produit, n'est pas aussi franche que chez le *Capsella*, ce qui vient de ce qu'il n'y a jamais adhérence entre la columelle et la paroi externe de la cellule.

Examinées de face, on ne trouve rien, dans les cellules, de cette disposition ombiliquée qui caractérise, comme on l'a vu plus haut, celles du *Capsella* et de bien d'autres espèces. La paroi externe laisse simplement voir par transparence le sommet, à arêtes sinueuses, des columelles contractées qui viennent d'être décrites (fig. 23). Toutefois on y distingue très bien, avant complète maturité des graines, une couche circulaire plus épaisse de cellulose réfringente entourant la cavité axile qui n'est pas encore complètement oblitérée (fig. 22).

Ces différences de structure entre les columelles des *Lepidium* et celles du *Capsella*, proviennent apparemment de ce qu'elles ne se forment pas tout à fait de la même façon, et c'est, en effet, ce que nous allons tâcher d'établir par l'étude comparative du développement dans les deux types.

Les grains d'amidon sont très abondants dans les jeunes cellules du *Lepidium campestre*. Ils grossissent rapidement

et se répandent de bonne heure dans la cavité cellulaire, après quoi le noyau, se détachant du fond de la cellule, vient se fixer dans la région moyenne de la même cavité, et y reste ordinairement suspendu, au lieu de se porter, comme chez le *Capsella*, au contact de la paroi externe.

Il résulte de cette disposition du noyau que la calotte primitive de dépôt ne s'évide pas en son milieu dès le début, comme celle du *Capsella*, mais commence au contraire par recouvrir uniformément d'une couche plus ou moins épaisse de cellulose toute la face interne de la paroi.

De plus, la calotte, en s'épaississant, ne s'insinue pas entre les grains d'amidon de manière à en rejeter une partie contre les parois latérales de la cellule ; elle se soude dès le principe à ces mêmes parois en même temps qu'elle s'épaissit au sommet, soit en formant des plaques d'abord isolées puis confluentes, soit le plus souvent par une progression simultanée et régulière sur les côtés de la cellule. Quel que soit d'ailleurs le mode de progression, le résultat est toujours le même, à savoir, que les grains d'amidon se trouvent finalement tous refoulés en masse compacte dans une cavité axile qui occupe ordinairement en hauteur les deux tiers ou les trois quarts environ de la cellule, et s'évase plus ou moins à la base au contact de la paroi interne (fig. 19 et 20).

Le noyau cependant ne tarde pas à s'éteindre, tandis que les grains d'amidon, entrés en voie de dissolution, restent agglutinés dans la cavité axile par cette même substance granulo-visqueuse dont nous avons constaté la présence dans les cellules du *Capsella* à cette même phase d'évolution.

Cette substance se projette aussi avec élasticité dans l'eau ambiante lorsqu'on presse sur la préparation. Mais il y a plus. En traitant alors les coupes par le sel de Millon et en chauffant un peu, les grains d'amidon sont détruits et la substance visqueuse, colorée en jaune roussâtre, est également projetée, même sans pression, hors de la cellule, en gardant et en mettant très nettement en évidence la disposition réticulée qui la caractérise.

Ce dernier phénomène ne se produit pas chez le *Capsella*. Quant aux autres réactifs des matières protéiques, leur action est la même dans les deux espèces.

En observant des graines un peu plus âgées, on constate que le groupe des grains d'amidon s'est entouré de la couche mince de cellulose réfringente en forme de cloche, qui doit constituer la columelle définitive. Tantôt ce groupe est encore intact, tantôt les grains ont déjà disparu de la partie supérieure de la cavité, où l'on ne distingue plus alors que le réticulum formé par la substance granulo-visqueuse qui les tenait auparavant agglutinés. De face la cavité apparaît par transparence au centre de la paroi (fig. 22). Toutefois il est à remarquer que la majeure partie des grains subsistent encore à cette époque, tandis que, chez le *Capsella*, ils sont alors dissous pour la plupart. C'est ce qui explique que, dans ce dernier type, le dépôt de cellulose réfringente se fasse toujours sous forme d'un cône régulier, tandis que chez le *Lepidium* la forme et les dimensions de la couche de revêtement de la columelle sont déterminées par le nombre et la disposition assez variables des grains d'amidon au moment où cette couche se déposait autour d'eux.

Une fois formée, la couche de revêtement ne s'épaissit plus à l'intérieur, laissant ainsi entre ses parois un vide que l'aplatissement de ces dernières fera disparaître ultérieurement. C'est là une différence morphologique considérable avec le cône plein du *Capsella*. A l'extérieur, au contraire, elle s'entoure par différenciation, comme ce dernier, mais d'une façon beaucoup moins nette, d'un manchon de cellulose pâle, vaguement stratifiée et diffluente dans l'eau (fig. 20).

Ajoutons enfin que les phénomènes ultimes de gélification des cellules dans les graines mûres, de gonflement et de diffusion de la partie mucilagineuse au contact de l'eau, et de rupture de la paroi externe, sont à peu près les mêmes dans les deux types. Il y a cependant cette différence, relativement à la paroi, que, n'adhérant pas à la columelle, elle se soulève toujours m en verre de ontre avant de se rompre,

jamais en bourrelet comme chez le *Capsella*. Elle présente en outre une particularité curieuse sur laquelle nous aurons à revenir. Il serait prématuré de nous en occuper ici.

On remarquera aussi que les cônes pleins du type *Capsella* résistent beaucoup mieux à la dessiccation et par suite gardent mieux aussi leur forme première ou y reviennent plus complètement au contact de l'eau, dans les graines mûres, que les columelles d'abord évidées, puis aplaties et par là même moins résistantes, des *Lepidium*. La déformation de ces dernières est souvent telle qu'il devient difficile d'en reconnaître finalement la véritable structure.

Les cellules à columelles du *Lepidium ruderale* sont absolument construites, bien que dans de plus petites dimensions, comme celles du *Lepidium campestre*, et l'on en trouve de fort analogues : chez le *Lepidium sativum*, où elles sont plus allongées, avec une couche de revêtement très mince, ce qui les rend souvent méconnaissables dans les vieilles graines, chez les *Lepidium cordatum*, *L. graminifolium* et *Arabis arenosa*, où elles se raccourcissent au contraire sensiblement, avec un épaississement discoïde très réfringent au sommet, chez le *Berteroa incana* et le *Nasturtium officinale*, où elles sont encore plus petites et souvent rudimentaires, et enfin chez les *Alyssum montanum* et *calycinum*, qui en présentent de deux sortes, les unes très allongées, dans les cellules situées sur les bords aigus de la graine, les autres courtes et trapues, dans celles qui en garnissent les faces planes.

Dans ces deux dernières espèces, il y a de grandes variations dans la consistance de la couche de revêtement et dans la forme et la disposition des cordons épaissis de cellulose.

Chez le *Lepidium Draba*, où le processus de développement débute de la même façon que chez les autres *Lepidium*, il aboutit à la formation d'une masse de cellulose diffusible, qui remplit toute la cavité cellulaire, sans qu'on n'y trouve plus finalement aucune trace de columelle.

Ceci nous ramène à l'étude de certaines formes qui se

rattachent par transition, comme il a été dit plus haut, aux types du *Thlaspi perfoliatum*, de l'*Iberis pinnata* et autres analogues.

Et, tout d'abord, nous nous trouvons en présence d'un groupe assez homogène, auquel se rapportent notamment les espèces suivantes, chez lesquelles nous avons pu suivre avec soin le développement des cellules : *Vesicaria utriculata* et *sinuata*, *Alyssum spathulatum* et *gemonense*, *Diplotaxis muralis*, *erucoides* et *tenuifolia* (fig. 24 à 32).

Dans ces diverses espèces, l'évolution commence toujours par l'apparition, au contact de la paroi externe, d'une petite calotte de cellulose homogène, analogue à celle du *Capsella*, mais qui reste généralement assez mince et quelquefois même rudimentaire. Le reste de la cavité cellulaire est comblé par la formation, en direction basipète, de couches nettement stratifiées qui se relèvent dans l'axe de la cellule en un pli plus ou moins accusé correspondant au point ombilical de la paroi externe (fig. 24, 25, 28, 30).

Lorsque ces couches sont arrivées au voisinage de la paroi interne, leurs stries, d'inégale réfringence, perdent beaucoup de leur netteté et s'effacent même complètement le plus souvent au contact de l'eau, sans toutefois qu'il se produise de diffluence (fig. 29). La masse des inclusions cellulosiques est alors creusée à la base d'une sorte d'échancrure cordiforme (fig. 26, 27, 29), correspondant à une petite cavité axile, en pointe de chandelier, dont le contenu granuleux ne tardera pas à se transformer en un petit cône de cellulose réfringente, tronqué et mal défini chez certaines espèces (*Alyssum gemonense*, *Diplotaxis erucoides*), ailleurs au contraire effilé au sommet (*Alyssum spathulatum*, *Vesicaria utriculata*, fig. 27), et alors assez semblable au cône basilaire du *Thlaspi perfoliatum*, bien que généralement un peu plus court.

Lorsque les graines approchent de la maturité, les stries d'épaississement, mises au contact de l'eau, reprennent une certaine netteté, mais pour s'effacer presque aussitôt dans

la diffluence générale du contenu. Aussi faut-il se hâter de les observer au passage. On peut cependant les fixer tant bien que mal par la teinture d'iode, la potasse concentrée ou l'alcool faible, mêlé ou non de fuchsine. On constate, au moyen de ces procédés, qu'elles se superposent, au-dessus et dans l'axe du petit cône basilaire, en couches emboîtées l'une dans l'autre et ordinairement plus ou moins relevées au milieu, avec des ondulations ou des plissements de formes assez variées sur les bords (fig. 25, 30, 31). Le tout constitue une large columelle stratifiée, à réfringence pâle, sauf dans le petit cône de la base, et présentant en somme une vague ressemblance avec celle que nous avons étudiée chez l'*Iberis pinnata*. L'aspect en est très frappant dans certaines cellules, où l'inclinaison des stries sur l'axe de la columelle fait prendre à cette dernière l'apparence d'une flèche barbelée ou d'une arête de poisson. Les graines des *Vesicaria utriculata* et *sinuata* nous ont notamment fourni de bons exemples de cette disposition que nous allons bientôt retrouver plus nette encore dans celles du *Sinapis alba*.

Ajoutons que les couches emboîtées paraissent réunies entre elles par un cordon axile de cellulose un peu plus réfringente, dont l'existence serait très difficile à constater si on ne le voyait quelquefois très distinctement continuant de relier entre elles les couches distendues et écartées après leur projection hors de la cellule. C'est ce que nous avons observé chez le *Diplotaxis erucoides* (fig. 32), et aussi, mais d'une façon moins nette, chez le *Vesicaria utriculata*.

Les couches de fond, dans cette dernière espèce, prennent souvent une consistance analogue à celle du petit cône basilaire (fig. 26), ce qui les rend pendant quelque temps presque aussi réfractaires que lui à l'action de l'eau. Mais ce n'est là qu'un état transitoire. Dans les vieilles graines, le contenu tout entier des cellules, y compris le cône basilaire lui-même, se résout le plus souvent en un mucilage complètement et très rapidement diffusible, et il en est de même chez la plupart des espèces affines.

Il ne sera pas inutile de faire remarquer que, chez ces mêmes espèces, l'amidon est généralement assez abondant au début. Chez les *Vesicaria utriculata* et *sinuata*, tantôt il persiste assez longtemps, tantôt au contraire il se résorbe d'assez bonne heure, de telle sorte qu'au moment où les couches d'épaississement n'occupent encore que le quart ou le tiers environ de la cellule, il n'en reste déjà plus que quelques grains logés dans le pli axile de ces mêmes couches, et entourés d'une substance plastique blanchâtre qui est en train de se transformer en cellulose (fig. 24). Nous avons au contraire trouvé une assez grande quantité d'amidon au fond de certaines cellules dont les couches avaient cessé de s'accroître à peu près à la même phase de formation.

En somme, on peut considérer que les cellules du *Vesicaria utriculata* constituent une sorte de type moyen entre toutes celles qui viennent d'être étudiées en dernier lieu. Il y en a d'analogues chez le *Mathiola incana*, dont les couches d'épaississement ne subissent qu'une légère flexion dans l'axe de la columelle, chez l'*Eruca sativa*, qui présente au contraire des couches de fond très vigoureusement contournées, chez l'*Erucastrum Pollichii*, dont le contenu peu diffusible fait simplement hernie au sommet de la cellule, lorsque la paroi externe, que l'eau gonfle au contraire assez fortement (fig. 35), vient à se rompre, et enfin chez l'*Erucastrum obtusangulum*, qui ne présente aucune particularité distinctive.

Chez l'*Erucastrum Pollichii* et le *Diplotaxis muralis* on rencontre quelquefois des cellules dont les stries occupent une position tout à fait anormale. Au lieu de s'incurver de haut en bas, elles tournent leur convexité vers le haut, et se disposent, au milieu de la cellule ou un peu plus haut, en un bourrelet circulaire dont la retombée axile s'opère sur une petite columelle basilaire plus ou moins réduite (fig. 34). Il est assez difficile de rien préjuger touchant la cause de cette singulière inversion.

En résumé, dans ces différentes espèces, comme dans

celles du type *Vesicaria*, tout en tenant compte des variations de détail, il est aisé de reconnaître une remarquable unité de structure. On y trouve constamment une calotte de cellulose amorphe, généralement assez mince, au sommet de la cellule, et, dans le reste de la cavité, un dépôt stratifié dont le système de stries se coordonne exactement à l'axe de la columelle. Cet axe est indiqué au dehors par la papille ombilicale de la paroi externe, et se confond à l'intérieur avec le mince cordon de cellulose autour duquel rayonnent les couches de stratification. La diffluence du contenu, toujours complète et rapide dans la partie supérieure de la cellule, varie d'intensité et de promptitude dans ces mêmes couches d'après l'espèce considérée et surtout d'après l'âge plus ou moins avancé de la graine. Rappelons incidemment l'exception présentée par les cellules de l'*Erucastrum Pollichii* dont le contenu, avons-nous dit, se gonfle simplement sans diffluence.

Il est presque inutile d'ajouter que la présence à peu près constante d'un petit cône basilaire de cellulose réfringente, quelque réduit qu'il puisse être et quoique finalement diffusible, rapproche évidemment ces cellules de celles du *Thlaspi perfoliatum*, et, par leur intermédiaire, des types *Capsella* et *Lepidium*. Ce qui les différencie nettement, c'est que la plus grande partie de leur contenu procède du développement de couches stratifiées qui réduisent presqu'au début la partie supérieure de la cavité axile à un très étroit canalicule bientôt comblé lui-même par le dépôt de cellulose.

La calotte primitive d'épaississement est au contraire plus développée et la cavité axile plus accusée au début chez le *Sinapis arvensis* (fig. 36) dont les cellules présentent en outre une particularité curieuse dans la dernière période de leur développement. Les couches comblantes de cellulose stratifiée y affectent une disposition analogue à celles de certains *Diplotaxis* ou *Vesicaria*, sauf dans leur partie inférieure, où elles viennent se souder à un réticulum d'épaississement, finalement très réfringent, qui s'est formé

en même temps qu'elles contre la paroi interne et la base des parois latérales de la cellule (fig. 27).

Le mode d'épaississement de ce réticulum est intéressant à étudier. Il ne provient, en effet, ni d'un épaississement localisé des membranes, comme on pourrait le croire au premier abord, ni d'une condensation en réseau de la partie inférieure des couches comblantes, mais bien de la transformation directe en cellulose du résidu de substance protéique granulo-visqueuse, qui tenait primitivement les grains d'amidon agglutinés entre eux.

Il est aisé de suivre les différentes phases de cette transformation, où l'on voit la substance protéique, conservant la disposition réticulée que lui imprimait auparavant l'interposition des grains d'amidon (fig. 38), perdre peu à peu sa structure granuleuse et sa propriété caractéristique de se colorer en jaune foncé par l'iode, pour acquérir finalement l'aspect, la consistance et toutes les réactions de la cellulose.

A la maturité les cellules sont munies de petites columelles à couches emboîtées, comme celles de l'*Iberis pinnata* et types analogues, très vagues d'aspect, très pâles, et d'autant moins distinctes qu'elles se dissimulent en partie derrière les mailles du réticulum, dans la masse de cellulose laiteuse qui remplit le reste de la cavité (fig. 37). Ajoutons qu'elles sont aussi très fugaces. Mis au contact de l'eau, le contenu tout entier se réduit en mucilage, y compris les mailles du réticulum que l'on voit d'abord se répandre par fragments dans le liquide, avant de se dissoudre, preuve nouvelle et bien évidente qu'elles n'ont aucune communauté d'origine avec les membranes. Quand les graines ne sont pas trop vieilles, on distingue aussi quelquefois, après l'émission du mucilage, un cordon axile de cellulose un peu plus réfringente, que termine la papille apicale demeurée très visible.

A l'état adulte, les cellules à mucilage des *Sisymbrium Irio, officinale* et *acutangulum* ont leur paroi externe légèrement bombée, comme la plupart de celles étudiées jus-

qu'ici, avec disque ombiliqué assez vague. Elles ne s'aplatissent qu'au début de la période de dessiccation. A l'intérieur, on distingue une calotte de cellulose amorphe, très mince au centre, un peu plus épaisse sur les bords, et surmontant une masse de cellulose stratifiée, qui remplit le reste de la cellule (fig. 41). Les couches comblantes sont plus ou moins relevées au milieu, un peu ondulées sur les bords et souvent munies, dans l'axe, d'un petit cône basilaire de cellulose réfringente, visible seulement dans les jeunes graines.

En un mot, ces cellules présentent, avec celles des types *Vesicaria*, *Diplotaxis*, et autres analogues, la ressemblance la plus frappante. Elles n'en diffèrent sensiblement que par la façon dont elles se comportent dans l'eau. En effet, au lieu de s'y réduire en une gelée amorphe et largement diffusible, la masse mucilagineuse, quand l'eau vient à la toucher, se gonfle faiblement et fait saillie hors de la cellule — comme chez l'*Erucastrum Pollichii* — mais d'une façon plus accusée, et en prenant toujours une forme définie. C'est tantôt celle d'une bouteille (*S. officinale*, fig. 43), tantôt celle d'un dôme plus ou moins élancé (*S. acutangulum*), ou enfin celle d'un cône à bords droits ou un peu ondulés, et souvent recourbé en corne au sommet (*S. Irio*, fig. 42). La forme de ces projections est assez constante dans chaque espèce, et, de plus, elles sont toujours entourées, à leur partie supérieure, d'une gaîne de substance hyaline, très pâle, souvent assez fugace et difficile à voir. En coupe optique, cette enveloppe a l'apparence d'une auréole très régulière; elle provient évidemment du gonflement de la calotte de cellulose amorphe qui occupait le sommet de la cellule, tandis que le dôme ou cône de substance plus obscure et plus résistante qu'elle entoure, est formé par le développement des couches comblantes.

Nous avons dit que la gaîne hyaline était assez fugace; elle finit souvent, en effet, par s'effacer dans l'eau, tandis que le cône y demeure longtemps sans altération de forme ni de consistance.

L'étude du développement chez le *Sisymbrium Irio*, est très instructive. On y voit nettement le noyau quitter le fond de la cellule pour venir se fixer contre la paroi externe avec une masse de substance protéique blanchâtre, parsemée de petits grains d'amidon, qui l'enveloppe de toutes parts (fig. 39). Le reste de la cavité cellulaire est alors rempli d'un liquide incolore très clair. La calotte ne tarde pas à se former autour du noyau, et elle s'épaissit assez sensiblement sur les bords pendant que celui-ci s'éteint. Enfin apparaissent les couches de cellulose stratifiée qui progressent en direction basipète et achèvent bientôt de combler la cellule (fig. 40 et 41).

Les phénomènes sont les mêmes chez les *Sisymbrium officinale* et *acutangulum*, mais d'une observation moins facile par suite de la présence persistante d'un plus grand nombre de grains d'amidon, qui les masquent en partie.

Nous abordons maintenant l'étude d'une assez longue série d'espèces chez lesquelles le phénomène de projection du mucilage en un corps de forme définie, tel que le type des *Sisymbrium* vient de nous en fournir un premier exemple, se manifeste sur une plus grande échelle, avec des variations morphologiques fort curieuses, et s'y trouve de plus associé souvent à un processus de formation un peu différent de ceux qui ont été observés jusqu'ici.

Chez le *Sinapis alba*, la calotte initiale de cellulose amorphe reste d'abord très mince sur les bords, ce qui lui donne bientôt l'aspect d'une sorte de mamelon évidé ou de bourrelet circulaire, dont le mouvement de progression basipète a pour effet de refouler les grains d'amidon, encore très nombreux en ce moment, tout à la fois dans l'axe, vers le fond et contre les parois latérales de la cellule (fig. 44). En coupe radiale on voit très bien quelques-uns de ces grains affleurer les bords de la paroi externe, tandis que, sur cette même paroi, vue de face ils forment une bordure sombre autour du disque évidé de cellulose qui en occupe le milieu. Cette disposition, que nous avons déjà signalée chez le

Capsella (fig. 11), se retrouve plus ou moins accusée chez les *Vesicaria utriculata* et *sinuata*, le *Sinapis arvensis*, etc. etc., en un mot chez toutes les espèces où les bords de la calotte restent quelque temps sans s'épaissir.

A cette première phase de développement en succède une autre où l'on voit le mamelon évidé s'entourer sur ses deux bords d'une couche continue de cellulose (fig. 44) qui finit par remplir toute la cavité cellulaire, avec une columelle axile cylindrique, assez mince et de faible réfringence (fig. 45). Cette columelle occupe exactement l'espace correspondant au canalicule primitif d'évidement. Elle est arrondie au sommet et marquée sur toute sa hauteur de stries obliques dont on ne distingue pas tout d'abord les prolongements dans la cellulose ambiante. Mais bientôt on en voit apparaître quelques-unes qui, partant de la base de la columelle, se redressent brusquement contre les parois latérales, ce qui leur donne l'aspect d'un croissant en coupe optique (fig. 46), et dont les lignes de faîte dessinent sur la paroi externe vue de face une série de cercles concentriques plus ou moins accusés.

Tel est l'aspect des cellules à l'approche de la maturité. A ce moment la masse tout entière du contenu cellulaire est très diffluente dans l'eau, beaucoup plus qu'elle ne le restera dans la suite ; aussi convient-il d'examiner alors les coupes dans la glycérine ou l'essence de girofle, ou mieux encore d'observer l'épiderme par transparence dans l'eau, auquel cas il ne se produit pas de diffusion.

A la maturité le corps mucilagineux prend plus de consistance, ce qui en facilite beaucoup l'examen. On constate alors que la columelle est munie à sa base d'un petit cône de cellulose réfringente souvent très réduit, et entourée, dans toute sa hauteur, de stries inclinées qui s'y rattachent par des courbes assez brusques, souvent marquées de petites fissures (fig. 47). En un mot, les stries basilaires en croissant s'étant en quelque sorte aplaties au fond de la cellule, et celles qui leur sont maintenant superposées s'accusant

nettement dans le manchon de cellulose où elles étaient jusque-là demeurées invisibles, l'ensemble de la formation prend cette apparence de flèche barbelée ou d'arête de poisson, dont il a déjà été question à propos de certaines cellules du type *Vesicaria*.

Mis au contact de l'eau, le corps mucilagineux se gonfle et fait saillie hors des cellules, en prenant la forme, soit d'un cône surbaissé, soit d'une sorte de bourrelet muni au centre d'une courte pyramide où il est aisé de reconnaître le sommet allongé et un peu élargi de la columelle — le funicule de M. Cauvet (1), — dont la base plus ou moins distincte reste engagée dans la cellule (fig. 48).

Il peut se faire qu'après la projection, on continue de distinguer dans la masse des traces de stratification. Quelquefois même les couches discoïdes du sommet restent entières et se séparent les unes des autres de manière à dessiner autour de la columelle une série de zones réfringentes, étagées en retrait les unes sur les autres. Enfin, dans certains cas, la membrane externe ne se rompant pas, le contenu cellulaire reste à peu près intact, avec une simple distention des couches d'épaississement. Ajoutons cependant que, chez les très vieilles graines, la diffluence est souvent complète.

Il y a peu de préparations où l'on ne trouve quelques cellules dont la section s'est faite sur un de leurs bords, de manière à laisser la columelle et tout ou partie du reste du mucilage en dehors de la coupe. Cette disposition est très favorable pour l'étude de la paroi externe qui apparaît très nettement formée d'une mince cuticule et d'une membrane secondaire un peu plus épaisse. Elle montre aussi que les parois latérales sont munies, dans leur partie supérieure, d'un grand nombre de fins granules, disposés en séries linéaires verticales, et que l'iode colore en jaune. Dans les cellules vues de face ces granules ainsi colorés forment un élégant grènetis sur les bords des parois.

(1) Cauvet, *Nouveaux éléments d'histoire naturelle médicale*, 2e édit., t. II, p. 38.

Au type qui vient d'être étudié se rattachent directement les cellules de l'*Anastatica Hierochuntina*, où l'on trouve des formations analogues avec projection en dôme dans l'eau, et aussi, quoique d'une façon moins intime, celles du *Conringia perfoliata* qui vont nous occuper un instant.

Et, en effet, nous trouvons également au début, dans les cellules de cette dernière espèce, une petite calotte à bords minces et munie au centre d'un bourrelet circulaire qui, après s'être convenablement allongé, s'entoure de couches d'épaississement (fig. 49). Seulement la disposition de ces couches n'est pas tout à fait la même. Les deux premières parues se moulent exactement sur les bords de la calotte avec un brusque repli à leurs extrémités, sous la retombée de la paroi externe qui reste très bombée pendant toute la durée de l'évolution. Les autres, également repliées à l'extrémité, sont presque horizontales et simplement un peu ondulées dans leur partie moyenne (fig. 50).

En cet état, les stries sont surmontées, soit d'un petit mamelon axile, soit plus souvent d'une sorte de columelle très courte, en col de bouteille, dont le sommet, presque toujours muni de granules réfringents, surtout dans les jeunes graines, est ordinairement séparé de la paroi externe par un petit ménisque obscur (comme chez les *Æthionema*, fig. 58).

A l'approche de la maturité les cellules se contractent et s'affaissent un peu sur elles-mêmes, en prenant, vues du dehors, la forme de tablettes hexagonales assez régulières, relevées en mamelon au centre, avec un bourrelet circulaire sur les bords. Cette disposition, qui rappelle assez exactement celle du turban des Orientaux, et se retrouve d'ailleurs chez quelques *Æthionema* et *Aubrietia*, comme nous le verrons plus loin, se vérifie très bien par la coupe radiale où l'on voit que le mamelon central correspond au sommet de la columelle, et le bourrelet à la ligne circulaire de plissement des couches stratifiées.

Ajoutons enfin que les parois latérales des cellules sont

munies de sculptures réticulées qui n'ont pas la même origine que celles du *Sinapis arvensis*. Elles proviennent, comme celles des cellules dites fibreuses, dont elles rappellent beaucoup l'élégante disposition, d'un simple épaississement localisé des membranes (fig. 52).

Pour l'étude de la structure interne dans les graines mûres, il convient de placer les coupes dans l'alcool au 1/3, dans la teinture d'iode faible, ou dans la glycérine d'abord pure, puis mélangée d'eau. On peut se servir aussi de la potasse à 30 p. 100, ce qui provoque une projection incomplète du mucilage et permet de le colorer ensuite par le chloroiodure de zinc.

Mis au contact de l'eau, il peut se faire, surtout chez les vieilles graines, que le corps mucilagineux se diffuse tout entier en une gelée claire et amorphe, comme celle de certains types précédemment étudiés; mais ce n'est là qu'une exception. Le plus souvent le phénomène de projection aboutit à la formation d'un corps figuré plus ou moins stable, et il peut se produire suivant trois modes d'évolution qu'on trouve communément associés dans les mêmes coupes.

Ainsi le contenu cellulaire peut se soulever en un cône plus ou moins élancé, analogue à ceux que nous avons signalés chez l'*Anastatica Hierochuntina*, et qu'on rencontre aussi quelquefois chez le *Sinapis alba*, mais ordinairement beaucoup plus volumineux. C'est ce qui se produit, selon toute apparence, chez les cellules dont la columelle est réduite au petit mamelon axile dont il a été question plus haut. Dans celles, au contraire, où la columelle se dresse en col de bouteille jusqu'au contact de la paroi externe, le phénomène de projection est plus compliqué, et il peut se produire de deux façons différentes : par projection droite, ou avec renversement ou inversion du col.

Expliquons-nous :

Dans le premier cas — projection droite, — la paroi externe une fois rompue, on voit la columelle, jusque-là invaginée en quelque sorte dans les plis relevés des couches

comblantes (fig. 50), se dégager plus ou moins rapidement de cette gaîne et s'allonger dans l'eau en entraînant sur ses côtés et derrière elle tout le reste du contenu cellulaire (fig. 51).

Il se forme ainsi une sorte de stipe très élancé, élargi à la base, un peu renflé en son milieu, terminé en col étroit, avec léger renflement au sommet, et entouré, dans toute sa partie supérieure, d'une double gaîne ou auréole hyaline. L'aspect, en somme, est assez celui d'une quille ou d'un stipe de champignon privé de son chapeau. La troncature du sommet est peu nette et souvent papilleuse ou granuleuse, surtout dans les jeunes graines, comme il a été dit plus haut.

Que si maintenant on cherche à se rendre compte des modifications qui se sont produites, par suite de la projection, dans la situation respective des différentes parties du contenu, on constate que l'auréole externe est formée par le gonflement de la calotte initiale qui entourait auparavant le col comme d'un manchon, tandis que l'auréole interne provient de la dilatation localisée d'une mince pellicule dont la partie inférieure se moule étroitement sur la base du stipe, et dans laquelle il est impossible de ne pas reconnaître la première formée des couches comblantes. Les autres couches constituent à elles seules toute la masse interne du stipe, laquelle présente une texture très vaguement lamellaire ou réticulée et se laisse colorer aisément en jaune par l'iode.

Dans le cas de projection avec renversement du col, le contenu cellulaire subit, dans sa partie supérieure, un mouvement d'inversion tellement accusé que le sommet de la columelle, auparavant dirigé vers le haut de la cellule, en regarde maintenant la base (fig. 52). Au cours de cette évolution, dont nous chercherons plus loin à déterminer la cause, le col de la columelle s'allonge assez sensiblement, tout en restant plus ou moins invaginé, avec son manchon de cellulose hyaline, dans les plis supérieurs très distendus du corps stratifié, ce qui donne à l'ensemble de la projection, selon le sens dans lequel on l'observe, toute l'apparence d'une

méduse ou d'un col d'amphore à deux anses. Le reste du mucilage forme au-dessus et autour du col ainsi renversé, un nuage assez épais qui se diffuse lentement dans l'eau.

Il est à remarquer que les phénomènes de projection n'attendent pas pour se produire que les graines aient atteint leur complète maturité. On voit souvent les columelles se retourner ou se développer en stipes dans des cellules où la proportion des grains d'amidon est encore assez considérable. Ces grains s'échappent alors avec le mucilage, après rupture de la paroi, et se répandent en masses compactes dans le liquide de la préparation. Toutefois il est rare que, dans les coupes où se produisent ces phénomènes, les graines étant encore presque entièrement vertes, il ne se trouve point d'autres cellules dont le contenu reste enfermé dans la membrane, tout en se gonflant assez pour qu'on puisse alors aisément en étudier la structure. Il suffit même quelquefois, à ce stade de développement, d'observer par transparence, pour se faire une idée assez nette de la disposition des couches, ce que l'abondance des grains d'amidon rendait fort difficile dans les phases antérieures.

Il y a aussi lieu, à ce moment, de faire quelques remarques intéressantes, de constater par exemple, que les cellules commencent déjà à prendre cette disposition en forme de turban, qui les caractérise dans les graines mûres ; que la paroi externe paraît alors très visiblement formée d'une cuticule mince, à striations fines, avec membrane secondaire plus épaisse ; que cette même membrane, dans un grand nombre de cellules, s'isole alors du sommet de la columelle, comme il a déjà été dit plus haut, par un ménisque obscur plus ou moins accusé, et qu'enfin la dissociation entre ces deux parties — membrane et columelle — est complète et des plus nettes quand on traite les coupes par l'alcool concentré. Nous aurons occasion de revenir plus loin sur ce phénomène que nous avons également observé chez plusieurs autres espèces, peu accusé par exemple chez le *Cop-*

sella, des plus visibles au contraire et des plus instructifs chez les *Lepidium campestre* et *ruderale*.

Chez l'*Æthionema heterocarpum*, l'épiderme des graines, papilleux à la loupe, comme celui du *Conringia perfoliata* et de beaucoup d'autres de nos espèces, est formé de grandes cellules arrondies, assez régulièrement inscrites dans un réseau continu de cellules beaucoup plus petites, mais ayant même structure et même mode de développement ; ce que nous dirons des unes peut donc s'appliquer aux autres.

Grandes ou petites, ces cellules se montrent dans le principe très aplaties, et ce n'est qu'assez tard, lorsque les graines ont déjà sensiblement grossi, qu'on voit leur paroi externe se bomber plus ou moins en verre de montre. A ce moment, elles ne contiennent, dans la plus grande partie de leur cavité, qu'un liquide clair et incolore, ce qui est une condition très favorable pour l'observation, et, au sommet, une petite masse de protoplasma entremêlée de grains d'amidon très ténus, et entourant le noyau qui s'y différencie encore d'une façon très nette (fig. 53).

Bientôt, entre le noyau et la paroi supérieure, probablement réduite à la cuticule dans cette espèce, apparaît une mince calotte d'épaississement (fig. 54), et un peu plus tard, son petit mamelon évidé, dans lequel le noyau reste en quelque sorte enchâssé (fig. 55). En un mot, ce sont les mêmes phénomènes que nous avons observés ou entrevus déjà chez le *Capsella*, les *Sisymbrium* et quelques autres, mais qui se manifestent ici avec la dernière évidence.

Le mamelon, ou bourrelet, en s'allongeant, ne tarde pas à prendre la forme d'un tronçon de cylindre, creusé en entonnoir renversé, et suspendu par sa base à la paroi externe (fig. 56).

Entre temps, le noyau a disparu, mais la substance protéique est devenue plus abondante, et elle forme une zone sombre autour du corps cylindrique contre la paroi duquel sont venus se fixer un certain nombre de grains d'amidon très sensiblement grossis. D'autres grains de même taille

sont inégalement répartis dans le reste de la cavité cellulaire.

Cependant le corps cylindrique continue son mouvement d'allongement basipète. Lorsqu'il a atteint, sans changer de forme, le milieu environ ou les deux tiers de la cellule, son développement s'arrête, et l'on voit alors s'opérer simultanément, sous les bords minces de la calotte et au contact du corps cylindrique, un nouveau dépôt de cellulose qui prend bientôt autour de ce dernier la forme d'une ampoule (fig. 57).

A ce moment, ce qui reste de la substance visqueuse et des grains d'amidon en dissolution, est repoussé vers le fond de la cellule et dans une galerie circulaire qui continue d'isoler l'ampoule centrale des parois latérales et des bords de la calotte (fig. 57 et 58). Ceux-ci ont en même temps commencé de s'épaissir, et on les voit s'allonger contre les parois de manière à coiffer bientôt la cellule tout entière à la façon d'un capuchon de ruche (fig. 64).

Enfin la cavité cellulaire achève de se combler par la formation de nouvelles couches d'épaississement qui se moulent exactement sur l'ampoule et sur les bords de la calotte, et se manifestent par des stries disposées à peu près comme celles du *Conringia* (fig. 50), mais ordinairement beaucoup moins nettes et souvent difficiles à voir.

L'évolution des cellules est terminée. Elles se montrent alors très fortement bombées, surtout dans l'eau qui gonfle déjà un peu le mucilage. A la partie supérieure apparaît le corps cylindrique invaginé dans le reste du dépôt, tantôt nettement tronqué, tantôt relevé en mamelon au sommet, et ordinairement isolé de la paroi externe, comme chez le *Conringia*, par un ménisque sombre. Au-dessous, dans l'axe de la cellule, traces souvent assez visibles du dépôt de cellulose granuleuse dont s'est rempli l'entonnoir primitif d'évidement.

Les différentes phases de l'évolution se reflètent en quelque sorte sur la paroi externe où l'on voit se former successive-

ment un disque central et deux anneaux concentriques qui correspondent, le disque au bourrelet axile, les anneaux aux bords de la calotte et à la première couche comblante. L'anneau intérieur est d'abord limité par une zone périphérique sombre, où l'on distingue par transparence la partie de la substance visqueuse que le développement du corps ampullaire commence à repousser sur les côtés de la cellule. Puis se forme l'anneau extérieur qui s'étend sur cette zone elle-même, après quoi, la cellule étant entièrement comblée, les deux anneaux s'effacent, ne laissant plus distinguer sur la paroi qu'une large plage blanche entourant le disque central à réfringence plus accusée.

A la maturité les cellules se contractent, s'affaissent et prennent finalement cette forme en turban que nous avons précédemment signalée chez le *Conringia perfoliata*. Que si on les observe alors dans l'alcool en coupe radiale, le corps cylindrique, formé d'une cellulose plus dense, apparaît assez distinctement, se détachant en clair sur une masse de substance sombre toute sillonnée de stries très fines et diversement orientées qui se sont évidemment produites sous l'influence du réactif. La glycérine un peu étendue d'eau déride au contraire et éclaircit cette même masse tout en laissant fort bien distinguer le corps cylindrique qui s'y montre entièrement invaginé, avec traces plus ou moins accusées de son entonnoir d'évidement. Le système de stratification des couches comblantes est alors peu distinct, beaucoup moins que celui du *Conringia*.

Quant aux phénomènes de projection, d'une observation assez facile dans la glycérine étendue, ils peuvent se produire, comme chez cette dernière espèce, dans deux sens différents : directement ou avec inversion du contenu, ce qui doit dépendre, pensons-nous, du plus ou moins de consistance et d'extensibilité de la mince pellicule qui se forme à la périphérie du corps mucilagineux dans les cellules des deux espèces, et joue apparemment un rôle identique dans les phases ultimes de leur évolution.

En cas de projection droite, en effet, cette pellicule, très extensible, continue, chez l'*Æthionema*, comme chez le *Conringia*, à entourer le corps mucilagineux après son développement en stipe au contact de l'eau.

Le stipe de l'*Æthionema* est très élancé, moins flexueux que celui du *Conringia*, beaucoup plus régulièrement atténué en cône, et ordinairement épanoui au sommet en une sorte de houppe sphérique ou ovoïde d'aspect plus ou moins papilleux (fig. 59).

Notons enfin cette dernière et intéressante différence entre les deux espèces : la pellicule du *Conringia*, procédant du développement de la plus extérieure ou première formée des couches comblantes, laisse la calotte en dehors et se dilate en même temps qu'elle, tout en en restant séparée, ce qui amène la formation de la double gaîne ou auréole dont il a été question plus haut (fig. 51). Chez l'*Æthionema*, au contraire, la pellicule est extérieure à la calotte, ou plutôt elle est formée par le prolongement des bords amincis et distendus de la calotte elle-même, de telle sorte que celle-ci se dilate en une seule et unique gaîne très peu apparente d'ailleurs et qui se confond toujours en partie avec la substance du corps cylindrique, pour former la houppe terminale du stipe. On ne la distingue bien nettement qu'au point de jonction du stipe et de la houppe. Au-dessous elle ne forme plus qu'une mince pellicule étroitement moulée sur le corps mucilagineux qui y est enfermé comme dans un sac. Quelque mince qu'elle soit, la présence de la pellicule à cet endroit est assez facile à reconnaître, même sans réactif, et elle se montre surtout très nettement lorsque le corps cylindrique vient à se dégager des plis redressés des couches comblantes pour se projeter en stipe dans le liquide de la préparation. Mais c'est là un moment fugitif et qu'il n'est pas toujours aisé de saisir au passage.

Il peut arriver, toujours dans l'hypothèse de la projection droite, que la pellicule, moins extensible mais non moins consistante dans sa partie supérieure, tienne le corps muci-

lagineux plus étroitement bordé, si l'on peut s'exprimer ainsi, auquel cas celui-ci ne se termine pas en houppe, mais conserve dans toute sa hauteur la forme d'un cône régulier, à troncature nette ou très peu bombée, avec réfringence assez forte au sommet, dans la partie correspondant au corps cylindrique (fig. 60, à droite). Ce mode de projection s'observe particulièrement chez les petites cellules du réseau épidermique.

Voilà pour la projection droite, avec ses deux modalités secondaires. Dans l'un et l'autre cas elle est provoquée par un mouvement de dilatation du mucilage, qui se produit en direction basifuge sur tout le pourtour de la cellule et est en quelque sorte réglé par la faculté d'extension de la pellicule elle-même. Mais admettons que celle-ci, douée d'une moindre élasticité, au lieu de s'allonger régulièrement en cône, vienne à se rompre sur le côté, et alors nous verrons la colonne de mucilage se projeter latéralement dans l'eau de la préparation, ce qui provoque naturellement le mouvement d'inversion du corps cylindrique dont le sommet est resté adhérent à la pellicule (fig. 61).

Quand les choses se passent de cette façon, la masse du corps mucilagineux, mise directement au contact de l'eau, ne tarde pas à diffluer plus ou moins complètement. Au bout d'un certain temps on ne distingue plus nettement que le corps cylindrique renversé et les débris de la pellicule qui continuent de le relier aux parois cellulaires.

Dans le cas de projection droite, au contraire, le stipe continuant d'être enveloppé par la pellicule, reste indéfiniment dans cet état sans qu'il se produise de diffusion, et il reprend même toute sa rigidité première quand on le replonge dans l'eau après avoir subi une dessiccation plus ou moins prolongée.

Que si maintenant nous nous reportons à ce qui se passe chez le *Conringia*, nous reconnaîtrons que les phénomènes de projection sont également subordonnés, dans les deux espèces, au plus ou moins d'élasticité et de consistance

de la pellicule stipaire. Au fond, les phénomènes sont les mêmes; seulement ils se manifestent avec plus de netteté chez l'*Æthionema*. C'est ce qui nous a engagé à attendre l'étude de cette espèce pour essayer d'en déterminer la cause.

Ajoutons que la projection du mucilage peut s'y produire, comme chez le *Conringia*, longtemps avant la maturité des graines et sans que le stipe lui-même soit entièrement formé. On constate alors, dans sa partie moyenne, la présence d'une galerie circulaire qui vient se confondre un peu plus bas avec une sorte de crypte ou cavité irrégulière, bordée sur les côtés et souvent même à la base par le prolongement des couches latérales d'épaississement et par les couches de fond. La cavité et la galerie, correspondant aux parties non encore comblées de la cellule, sont remplies d'une substance visqueuse, sombre, entremêlée de grains d'amidon, qui est en train de se transformer en cellulose.

Enfin, surtout chez les très vieilles graines, le contenu de certaines cellules se dissout volontiers dans l'eau en une grosse ampoule à contours vagues, qui rappelle un peu les projections en dômes ou les projections complètement diffuses du *Conringia*.

Ce qui vient d'être dit de l'*Æthionema heterocarpum* s'applique de tous points aux cellules de l'*Æthionema gracile*, et l'on peut encore rapporter au même type celles des espèces suivantes : *Æthionema grandiflorum*, à stipe assez court, avec chapeau très fugace; *Malcolmia africana*, dont nous avons vu le contenu se développer tantôt en une sorte d'ampoule plus ou moins volumineuse, tantôt en un stipe simplement conique ou élargi en houppe au sommet comme celui des *Æthionema;* et enfin *Draba verna*, *Arabis alpina* et *Aubrietia deltoidea* et *purpurea*, dont le stipe, également conique et souvent entouré au sommet d'une gaîne pâle, ressemble beaucoup à celui des *Sisymbrium* (fig. 65).

Chez toutes celles de ces espèces où nous avons pu l'étudier, le mode de formation des cellules est le même ou à peu

près que chez le *Conringia perfoliata* ou l'*Æthionema heterocarpum* (fig. 62 et 64).

Les cellules, de grandeurs variables, dont l'épiderme est composé dans ces diverses espèces, comme chez l'*Æthionema heterocarpum*, peuvent ne pas se comporter toutes de même en présence de l'eau. Il y en a toujours un certain nombre qui se développent non pas en un stipe conique, mais en dôme ou en ampoule, ou se bombent simplement en verre de montre.

Celles de l'*Aubrietia deltoidea* présentent en outre la curieuse particularité que voici : beaucoup d'entre elles apparaissent, à la maturité, coiffées d'un ménisque de substance amorphe, claire et incolore — reste évident de la calotte primitive — qu'une mince membrane, également incolore, sépare ordinairement de la masse sombre, jaunâtre et vaguement granuleuse du corps stratifié, logée dans le fond de la cavité. Ces sortes de cellules se gonflent simplement un peu dans l'eau (fig. 63).

Nous passons maintenant à l'étude d'un certain nombre d'espèces chez lesquelles le peu d'aptitude des cellules à se gonfler dans l'eau, comme on vient d'en montrer l'exemple chez l'*Aubrietia purpurea*, entraîne la suppression de toute espèce d'émission, voire même de toute projection figurée du corps mucilagineux.

Dans cette nouvelle série nous trouvons tout d'abord un petit groupe médiocrement homogène, qui comprend : le *Draba contorta*, avec un mode d'évolution se rapprochant beaucoup de celui des *Æthionema*, le *Cheiranthus Cheiri*, où l'amidon disparaît assez tôt des cellules pour permettre de constater au contraire dans leur processus de formation, une certaine ressemblance avec celui des *Sisymbrium*, et enfin le *Draba aizoides* et le *Cochlearia officinalis*, tous deux à mucilage compact et très vaguement stratifié dans les graines mûres.

La disposition des stries, chez cette dernière espèce, avec un petit cône basilaire bien visible, semble la rapprocher de

la série des *Vesicaria*, dont elle reproduit assez exactement le type, mais un type qui se serait immobilisé en quelque sorte dans une cellulose non diffluente et même à peine extensible dans l'eau.

Supposons maintenant que l'ensemble des formations cellulaires, calotte et couches comblantes, se résolve en un mamelon central volumineux, percé dans toute sa hauteur d'un canal d'évidement et s'allongeant assez pour venir se souder ou à peu près à la paroi interne de la cellule sans s'épaissir suffisamment en largeur pour en combler les côtés; supposons tout cela, rendons-nous-en bien compte, et nous nous serons fait une idée assez exacte des curieuses cellules de l'*Hesperis matronalis*.

La lecture d'une coupe radiale dans une cellule adulte va vérifier de tous points cette assertion.

Elle nous montre, en effet, de haut en bas (fig. 69) : 1° la paroi externe formée d'une mince cuticule et d'une membrane secondaire très épaisse, toutes deux marquées de stries verticales; 2° une couche continue plus mince, colorée en jaune, dans laquelle on reconnaît aisément la calotte primitive d'épaississement; 3° enfin la masse volumineuse du mamelon central reliée intimement à la couche jaune et entourée d'une galerie circulaire qui l'isole de toutes parts des parois latérales un peu épaissies. Cette masse est également colorée en jaune, et l'on y distingue assez souvent des stries vagues, coordonnées au canal d'évidement, lequel fait souvent encoche sur la paroi externe et s'est rempli tout entier d'une cellulose plus ou moins granuleuse.

Dans certaines cellules la paroi externe, simplement doublée d'une couche jaune sans prolongement central, s'affaisse à la maturité sur la paroi interne et se soude plus ou moins intimement avec elle.

Nous avons oublié de dire que l'amidon est très abondant dans les jeunes cellules, mais distribué de telle sorte qu'il ne fait nullement obstacle à l'étude du processus de formation (fig. 68).

Enfin, le type des cellules à mamelon non diffusible trouve sa dernière et plus simple expression chez le *Bunias Erucago*, l'*Alyssum alpestre* et le *Calepina Corvini*, où il ne se forme aucun épaississement au bord de la calotte, mais un simple mamelon central, plein dans la première espèce, évidé ou tout au moins marqué d'un pore apical dans les deux autres, et qui apparaît à la maturité comme un grain de collier très réfringent logé au milieu de la cellule et étroitement enserré entre les parois interne et externe de cette dernière (fig. 67), qui finissent ordinairement par se souder sur leurs bords.

Nous avons constaté, chez le *Calepina Corvini*, que, sauf la phase initiale de la calotte qui ne s'épaissit aucunement sur les bords, comme il vient d'être dit, le mode de formation de ces mamelons est le même que celui du corps cylindrique ou ampullaire des *Æthionema* (fig. 66 et 67).

Les deux types qui nous restent à étudier présentent, comme les espèces dont nous nous sommes occupé en dernier lieu, cette particularité que le mucilage n'y est pas diffusible dans les graines mûres, et c'est là ce qui nous engage à les rapprocher de ces mêmes espèces, bien que le processus d'évolution des cellules y soit bien différent.

En effet, on n'y trouve point de mamelon et le contenu cellulaire y procède du développement de couches d'épaississement qui recouvrent dès le début ou peu après toute la face inférieure de la paroi externe. C'est ce qu'on observe, par exemple, chez le *Barbarea vulgaris*.

Les grains d'amidon sont très abondants dans les jeunes cellules de cette espèce et ils s'y groupent pour la plupart autour du noyau qui, tantôt vient se fixer, comme à l'ordinaire, contre la paroi externe, tantôt reste suspendu au milieu de la cellule. Finalement ils sont tous refoulés vers la paroi interne et forment à la base de la cellule une couche de fond granulo-visqueuse assez persistante.

Le refoulement des grains d'amidon résulte du développement basipète de la calotte sur le bord de laquelle ne tar-

dent pas à se former des stries d'épaississement tantôt horizontales, tantôt légèrement relevées par un pli central, comme celles de certains *Alyssum* et *Diplotaxis*.

A ce moment les couches en formation se montrent très avides d'eau, ce qui est une mauvaise condition pour l'étude des stries; on fera bien d'examiner les coupes dans la glycérine ou d'observer par transparence sur les bords de l'épiderme. Il y a plus, et nous avons très sûrement constaté que le contenu des cellules tranchées par le rasoir était alors assez rapidement projeté dans l'eau, phénomène intéressant à noter, puisque nous savons qu'il n'en sera pas toujours ainsi et que cette faculté d'absorption, au lieu de s'accroître par la suite, comme dans la plupart des espèces, ne fera que diminuer peu à peu avec l'âge.

Ce phénomène n'est pas du reste absolument spécial au *Barbarea vulgaris*. Nous l'avons observé ailleurs, notamment chez le *Sinapis alba*.

Lorsque les couches d'épaississement ont atteint environ le milieu des parois latérales, leur développement s'arrête; le résidu granuleux du fond se résorbe et la moitié inférieure de la cellule reste vide.

Ce n'est pas à dire qu'on puisse s'en douter tout d'abord lorsqu'on examine à sec ou dans l'alcool une coupe radiale pratiquée dans la pellicule cornée, compacte et continue, dont les graines mûres sont entourées. Mais ce n'est là qu'une apparence. Mises au contact de l'eau ou mieux de la potasse diluée, on voit les cellules se dilater rapidement et reprendre leurs dimensions premières, tandis que les couches d'épaississement, tout en restant adhérentes à la paroi externe et au sommet des parois latérales, se projettent dans la partie restée libre de la cavité cellulaire, en dessinant des festons souvent très réguliers et d'un fort élégant aspect (fig. 70).

Cette curieuse disposition des couches d'épaississement provient évidemment de ce que leur faculté de dilatation n'est pas assez considérable pour procurer la rupture de la

paroi externe, bien que celle-ci soit restée en somme assez mince. N'ayant point d'issue au dehors, elles s'infléchissent naturellement dans l'intérieur de la cellule.

Il peut arriver toutefois, dans certaines coupes, que la paroi externe soit tranchée par le rasoir. Les couches d'épaississement se gonflent alors très faiblement sur place et se tendent en cordon au sommet de la cellule sans déborder ni en dehors ni en dedans. Nous avons déjà dit et nous répétons qu'elles ne diffluent jamais à ce moment dans le liquide de la préparation.

Les inclusions cellulosiques des *Barbarea præcox* et *intermedia* ressemblent beaucoup à celles du *Barbarea vulgaris* et se comportent de même aux différentes phases de leur évolution.

Chez le *Brassica oleracea* le contenu cellulaire procède aussi de l'évolution de couches d'épaississement qui, dans leur ensemble, progressent de haut en bas, mais avec réserve constante d'un canalicule axile d'évidement; de plus, au lieu de s'arrêter à mi-chemin, comme celles des *Barbarea*, elles s'avancent jusqu'à la paroi inférieure, comme le montre la figure 72.

De plus, les coupes étant mises dans l'eau dans les premiers temps de l'évolution des cellules, on distingue fort bien dans l'intérieur de ces dernières des plaques claires se détachant sur un fond de substance granuleuse que l'iode colore en jaune brun (fig. 71), d'où il est permis d'induire que les couches se forment en réalité par la soudure de ces mêmes plaques d'abord isolées puis confluentes. On retrouve cette disposition dans les cellules en formation de plusieurs espèces du même type et c'est même là peut-être ce qui explique l'apparition assez tardive de leurs stries d'épaississement. Nous l'avons aussi rencontrée quelquefois chez les *Lepidium* et le *Sinapis alba*.

On remarquera en outre qu'au même stade d'évolution, la paroi externe des cellules se montre très fréquemment revêtue sur tout ou partie de sa face inférieure d'une couche

de granules blancs très réfringents, que l'iode colore en jaune et qui persistent assez souvent, quoique moins volumineux, dans les graines mûres elles-mêmes. Peut-être serons-nous en droit de chercher plus tard dans ce fait une preuve de l'indépendance originelle de la paroi externe et du contenu cellulaire.

A la maturité ce contenu se gonfle assez dans l'eau et surtout dans la potasse diluée pour reprendre sa forme première, sans qu'il se produise de diffluence, ce qui est une merveilleuse condition pour l'étude de la structure des cellules. On constate de la sorte que la paroi externe est formée d'une mince cuticule à stries verticales formant sillons au dehors, et d'une membrane secondaire assez épaisse dont la stratification horizontale est plus ou moins visible. Sous cette membrane apparaît le corps mucilagineux stratifié, plus réfringent et souvent un peu teinté de jaune. Les stries sont ordinairement coordonnées au canalicule d'évidement qui s'est entièrement comblé par un dépôt de cellulose granuleuse ou jaunâtre (fig. 72). Dans beaucoup de cellules les stries sont assez difficiles à voir surtout dans leur partie axile redressée.

Enfin, la limite du contenu et de la membrane externe est souvent indiquée par une ligne sombre et comme fissurée, avec ou sans dépôt granuleux, suivant laquelle s'opère la dissociation complète des deux parties quand on vient à traiter par l'alcool des cellules préalablement gonflées dans l'eau.

Chez le *Raphanus sativus*, les plaques confluentes, très visibles du dehors, progressent assez également de haut en bas dans l'intérieur de la cellule. Nous n'avons jamais pu y distinguer de canal d'évidement au cours de l'évolution, ce qui vient probablement de ce que le noyau s'éteint de bonne heure et sans quitter ordinairement le fond de la cellule. Il doit cependant y avoir exception dans le cas, assez rare du reste, où les stries, toujours apparues tardivement, comme chez les *Brassica*, au lieu d'être simplement ondulées, ce qui est leur allure habituelle (fig. 73), se redressent autour

d'une petite fissure ou d'un petit filet axile qui reste comme un témoin, dans les graines mûres, de l'existence antérieure du canal (fig. 74). Au fond de la cellule, petit dépôt granuleux assez fréquent, comme chez les *Brassica*.

La structure est la même ou très analogue chez le *Raphanus niger*, l'*Hirschfeldia adpressa* et le *Brassica nigra*, avec stries souvent simplement ondulées ou horizontales, à la fin très peu distinctes.

Chez le *Myagrum perfoliatum*, le *Rapistrum rugosum*, le *Senebiera Coronopus*, le *Biscutella ambigua* et le *Brassica campestris*, les cellules, tabulaires ou à peu près comme celles des *Brassica* et des *Raphanus*, ne contiennent à la maturité qu'une mince couche de mucilage réfringent, amorphe ou vaguement stratifié, qui se gonfle très faiblement dans l'eau ou la potasse.

Chez le *Sisymbrium Alliaria*, couche très mince aussi, complètement amorphe et parsemée de granules protéiques assez volumineux. C'est un fait curieux dont nous n'avons pas trouvé d'autre exemple au cours de nos recherches.

Enfin, cette couche est elle-même réduite à sa plus simple expression ou peut même disparaître complètement dans un certain nombre de graines qui s'entourent à la maturité d'une mince pellicule cornée, uniquement ou presque uniquement formée par la soudure intime des parois. Voici l'indication de quelques espèces où nous avons reconnu cette simplicité de structure : *Biscutella apula* et *auriculata*, *Crambe cordifolia* et *maritima*, *Iberis amara* et *umbellata*, *Thlaspi arvense* et *ceratocarpum*, *Brassica chinensis* et *Napus*, *Farsetia eriocarpa*, *Isatis tinctoria*, *Lunaria biennis* et *Neslia paniculata*.

Il ne nous reste plus qu'à présenter quelques considérations d'ensemble sur les observations qui précèdent et à formuler les conclusions qui paraissent s'en dégager touchant la nature propre des cellules à mucilage.

Et d'abord il convient de bien établir ce que nous appelle-

rions volontiers la topographie des cellules, ou, en d'autres termes, de nous former une idée générale de la structure et des relations réciproques de leurs différentes parties.

Nous avons à y considérer deux choses : les parois et le contenu.

Étude des parois. — Écartons de suite la paroi interne ou de fond et les parois latérales qui restent très minces dans la plupart des espèces et qui ne participent en aucune façon, comme nous le montrerons bientôt, à la formation du mucilage. Nous n'avons guère observé d'épaississement sensible de ces membranes que dans les graines des trois espèces de *Barbarea*, citées dans ce mémoire, et surtout dans celles de l'*Hesperis matronalis*.

Reste la paroi externe, la seule dont nous ayons à nous occuper utilement.

Dans la plupart des espèces, cette paroi se compose de deux membranes, comme chez le *Capsella*, savoir : 1° d'une membrane externe ou primaire, toujours très mince, qui se cutinise et forme cuticule; 2° d'une membrane interne ou secondaire, cellulosique, qui se gélifie plus ou moins et se rompt ordinairement dans l'eau avec la cuticule, sous la poussée des couches internes du mucilage.

Ces deux membranes restent intactes dans les cellules dont le contenu se gonfle simplement un peu dans l'eau sans diffluer, et il en est de même dans les cellules diffluentes lorsque, le mucilage venant à s'échapper par la section de la coupe, il ne se produit pas de poussée interne.

La membrane interne reste elle-même très mince dans beaucoup d'espèces, et elle est souvent difficile à voir. Pour la mettre en évidence on peut se servir avantageusement, dans bien des cas, de la potasse à 30 p. 100 qui la gonfle un peu, et des réactifs de la cellulose qui la différencient assez bien du contenu par une coloration ordinairement plus claire, quelquefois un peu jaunâtre. Les résultats de l'expérience sont surtout satisfaisants quand on opère sur des cellules provenant de graines incomplètement mûres.

Enfin, l'observation attentive de coupes mises simplement dans l'eau permet elle-même le plus souvent de reconnaître l'existence des deux membranes, soit qu'il en reste quelques fragments attachés aux parois latérales après l'émission du mucilage, soit que cette émission se fasse par la surface de coupe, comme il a été dit plus haut, ce qui laisse la paroi intacte.

Ailleurs au contraire la membrane interne s'épaissit plus ou moins. Il en est ainsi, par exemple, chez le *Brassica oleracea*, où elle est visiblement stratifiée (fig. 72), chez l'*Hesperis matronalis*, où elle est au contraire marquée de stries verticales sombres (fig. 69), chez le *Raphanus sativus* (fig. 74), l'*Hirschfeldia adpressa*, le *Sinapis alba* (fig. 47), etc., etc. Chez l'*Erucastrum Pollichii* et le *Diplotaxis muralis* elle reste mince, mais se gonfle beaucoup dans l'eau avant de se rompre (fig. 35), ce qui permet de bien distinguer les deux parties intégrantes de la paroi. Chez l'*Eruca sativa* elle s'épaissit seulement sur les bords de la cellule, où elle est de plus assez réfringente. Enfin, chez les *Lepidium campestre* et *ruderale*, elle se gonfle habituellement sans diffluer lorsque la cuticule est restée intacte, et elle s'élargit alors de deux manières, soit de haut en bas seulement en formant verre de montre ou en dessinant des festons irréguliers dans l'intérieur de la cellule (fig. 21), soit en projetant en même temps une auréole cintrée au-dessus de la cuticule, laquelle se trouve alors enchâssée entre deux couches de cellulose hyaline. Ces deux couches sont toutes deux colorées en violet par le chloroiodure de zinc, tandis que la mince pellicule qui les sépare, souvent un peu granuleuse, prend, sous l'action du réactif, une teinte jaune bien caractérisée. La teinture d'iode diluée met aussi assez bien en évidence cette curieuse disposition.

Ultra-mince au point de se distinguer à peine chez certaines espèces telles que : *Thlaspi perfoliatum*, *Alyssum calycinum*, *Draba contorta*, *Cheiranthus Cheiri*, etc., etc., la membrane interne paraît manquer quelquefois, chez l'*Au-*

brietia purpurea, par exemple, et chez certains *Æthionema*, où elle est remplacée par la mince pellicule dont le stipe est entouré. Elle présente chez l'*Aubrietia deltoidea* une particularité qui a été signalée en son lieu (fig. 63). Inutile d'y revenir ici.

Étude du contenu. — Nous désignons sous ce nom — sans prétendre en tirer pour le moment aucune induction d'ordre morphologique — la masse de la substance interne de la cellule, où l'on distingue ordinairement deux parties, savoir : 1° une calotte de cellulose amorphe, plus ou moins épaisse, souvent disposée en couronne ou en bourrelet au sommet de la cellule, avec ou sans amincissement sur les bords; 2° tout un ensemble de couches comblantes, plus ou moins nombreuses et diversement stratifiées, qui en occupent les parties inférieure et axile, en se redressant souvent au pourtour.

La calotte est généralement formée d'une cellulose plus hydratée, moins dense par conséquent que celle des couches comblantes. De là vient que la diffluence en est plus prompte et plus complète dans les cellules à diffusion totale, et qu'elle se diffuse même seule avec la ou les plus externes de ces couches, dans les cellules à columelle stable. De plus, nous savons qu'elle forme les gaînes ou auréoles hyalines chez certains types à projections figurées, et qu'elle participe avec le corps cylindrique à la formation de la houpe sphérique ou ovoïde qui coiffe, comme on sait, le stipe des *Æthionema*.

Connaissant ainsi la structure de la calotte et le rôle joué par elle dans l'évolution de la cellule, on entrevoit sans peine celui qui est réservé aux couches comblantes dans les phénomènes ultimes d'émission mucilagineuse. Ce sont elles qui constituent : 1° le manchon diffluent et la columelle stable en cône plein ou évidé des types *Capsella* (fig. 2 à 17) et *Lepidium* (fig. 19 à 23), avec stratification visible chez l'*Erysimum Perowskianum* seulement (fig. 13); 2° la masse interne du corps mucilagineux dans les types à projection nettement figurée (fig. 39 à 65), ou de structure analogue

(fig. 66 à 69); 3° enfin les columelles stratifiées, mais généralement assez vagues et mal définies, avec diffluence plus ou moins complète, des types intermédiaires (fig. 24 à 38).

La distinction entre les couches comblantes et la calotte est assez difficile à faire et souvent même à peine perceptible ou nulle, dans la plupart des types à contenu stable, non diffluent, tels que le *Cheiranthus Cheiri*, les *Brassica*, *Raphanus*, *Calepina*, etc.

La structure des deux parties intégrantes des cellules, parois et contenu, étant ainsi bien connue, nous avons maintenant à nous rendre compte de leurs rapports réciproques, ce qui nous ramène tout naturellement à l'étude de l'origine même du corps mucilagineux.

Et, d'abord, rappelons en deux mots l'opinion, généralement admise aujourd'hui, qui considère le mucilage comme un produit ultime de gélification des parties internes de la paroi cellulaire, d'après M. Sachs, des parties moyennes, d'après M. Van Tieghem, et enfin des parties externes des mêmes parois, suivant M. Strasburger.

Un fait hors de conteste et que nos observations vérifieraient au besoin, c'est que les parois latérales, non plus que la paroi interne, ne contribuent en aucune façon à la formation du contenu.

On sait, en effet, que ces parois restent très minces, sauf dans quelques rares espèces où elles s'épaississent plus ou moins, mais selon le mode normal des épaississements cellulosiques (*Hesperis matronalis*, fig. 69; *Brassica oleracea*, fig. 72), et sans se gélifier jamais. Il ressort en outre de l'étude du développement que leur union avec le contenu n'est autre chose que le résultat d'une soudure intervenant plus ou moins tôt au cours de l'évolution de la calotte et des couches comblantes.

C'est dans ce sens que s'explique M. Godfrin, à propos du mucilage de la graine de Lin (1). Il admet, avec Kützing,

(1) Godfrin, *op. cit.*, p. 93.

Cramer, Hoffmeister et autres, « que le mucilage s'est formé uniquement dans la paroi externe des cellules épidermiques qui s'est, par cette transformation, considérablement épaissie », ceci sous réserve, et en constatant seulement ici que les parois interne et latérales ne sont pour rien dans cet épaississement. On remarque dans le mucilage, ajoute-t-il un peu plus loin, « des strates concentriques dont le centre occuperait la cavité cellulaire, ce qui indique nettement que le dépôt mucilagineux ne s'est effectué que dans la paroi externe. La théorie de l'épaississement généralisé exigerait en effet que le centre de la stratification ou la cavité de la cellule se trouvât dans un point médian de la partie gélifiée ». Et de même pour les cellules du *Plantago Psyllium* (p. 96) dont la membrane externe seule « se serait épaissie et gélifiée, et aurait ainsi envahi presque toute la cavité cellulaire primitive ».

Expliquons de suite notre réserve en indiquant que, suivant nous, ce n'est pas *dans* la paroi externe que se fait l'épaississement, mais bien *contre* cette paroi, par suite de la formation d'une sorte de fausse membrane provenant d'un dépôt spécial de cellulose qui s'opère par simple juxtaposition sur sa surface interne, et conséquemment sans aucune communauté d'origine ni avec cette paroi elle-même, ni à plus forte raison avec les autres.

C'est de cette assertion qu'il convient maintenant de donner la preuve.

Nous constaterons tout d'abord que la constitution binaire de la paroi externe paraît avoir échappé jusqu'ici à l'attention des observateurs. Ils ne considèrent, dans les cellules à mucilage, que deux parties : 1° la masse interne gélifiée ; 2° la mince pellicule cutinisée, ou cuticule, qui limite la cellule au dehors.

Ainsi, d'après M. Van Tieghem (p. 572), la gélification, dans le cas qui nous occupe, « porte sur les couches moyennes de la membrane, *dont la couche externe se cutinise et forme une mince cuticule* ». Pour M. Strasburger (p. 349) c'est

aussi « *la cuticule des cellules* qui se brise en laissant échapper au dehors les couches externes d'épaississement ». Enfin, décrivant les cellules périphériques de la graine de Lin, M. Godfrin (p. 94) y considère la paroi comme formée de deux couches seulement : « l'externe, très faible et cuticularisée », l'interne, considérablementépaissie et gélifiée.

Pas un mot de la membrane secondaire non cutinisée, qui, chez les Crucifères tout au moins, double la cuticule dans la presque totalité des espèces. Il est vrai que cette membrane, nous l'avons déjà dit, est souvent assez difficile à voir; néanmoins, avec un peu d'attention et en employant les procédés convenables, on ne peut s'empêcher d'en reconnaître l'existence et de constater qu'elle se distingue très suffisamment, par le seul faciès, aussi bien de la masse mucilagineuse interne que de la mince cuticule qui lui est superposée.

L'indépendance réciproque de la double membrane et du contenu peut d'ailleurs être mise en évidence, soit par les différences de coloration qu'y détermine, comme on l'a vu plus haut, l'emploi des réactifs de la cellulose, soit par ce qui se passe quand on vient à placer les cellules en formation au contact successif de l'eau et de l'alcool.

La substance interne s'éclaircit en effet et commence à se gonfler un peu dans l'eau, longtemps avant d'avoir complètement subi la dégénérescence mucilagineuse; elle se contracte au contraire avec énergie dans l'alcool, surtout lorsqu'elle a au préalable été imbibée d'eau, et on la voit alors, chez certaines espèces tout au moins, se séparer de la double paroi externe non contractile par une fissure plus ou moins accusée. Les cellules du *Capsella*, des *Lepidium campestre* (fig. 19) et *ruderale*, du *Conringia profoliata* et du *Brassica oleracea* (fig. 72), sont surtout favorables pour cette observation.

On voit donc qu'au contraire de ce qui se passe dans la plupart des cas pour les cellules à membranes gélifiables, ici le contenu cellulaire n'a pas besoin de traverser une

phase initiale de consolidation, ou plutôt qu'il s'y arrête à peine avant de se transformer en mucilage. La propriété de se gonfler dans l'eau lui est en quelque sorte inhérente, et elle ne fait que se développer avec le temps, en atteignant son maximum d'intensité, tantôt à la maturité des graines ou même après, tantôt, mais plus rarement, un peu auparavant, comme les cellules du *Sinapis alba* et du *Barbarea vulgaris* nous en ont fourni des exemples.

On remarquera de plus : 1° que les stries d'épaississement sont ordinairement coordonnées bien moins à la paroi externe qu'au canal d'évidement dans lequel s'accumulent peu à peu, par transformation cellulosique du résidu granuleux, les matériaux de structure de la columelle ; 2° que ces stries apparaissent tardivement dans certaines espèces comme la résultante d'un travail de tassement qui se produirait dans la masse tout entière du contenu trop étroitement resserré entre les parois de la cellule ; 3° et qu'enfin elles paraissent quelquefois, dans ce dernier cas, se former en direction basifuge, ce qui exclut l'idée qu'on les puisse considérer comme provenant de l'accumulation de couches successivement formées *dans* la paroi externe.

A l'appui de notre hypothèse sur l'indépendance constitutionnelle de cette paroi et du contenu, nous pouvons encore invoquer certains faits signalés au cours de ce mémoire, tels que la présence, soit d'un ménisque sombre entre la paroi et le sommet de la columelle chez le *Conringia perfoliata* et certaines espèces du type *Æthionema* (fig. 58), soit d'une couche interstitielle plus ou moins persistante de granules protéiques, avec ligne de séparation bien nette entre ces mêmes parties chez le *Brassica oleracea* (fig. 72), soit enfin d'un assez grand nombre de granules de même nature, mais plus volumineux, inégalement répandus dans le mucilage amorphe du *Sisymbrium Alliaria*.

Tels sont nos principaux motifs de décision, et nous nous demandons si de tout cela on n'est pas en droit de conclure que le contenu cellulaire des cellules à mucilage chez les

Crucifères est essentiellement formé d'une masse de cellulose promptement gélifiable, amorphe dans certaines de ses parties, stratifiée dans d'autres, qui se dépose, non pas dans la paroi externe, mais au contact seulement de cette paroi avec laquelle elle n'a conséquemment qu'un simple rapport de juxtaposition.

Quelle que soit la valeur de cette opinion, et dût-on persister à considérer le corps mucilagineux comme faisant partie intégrante de la paroi externe, notre travail n'en aura pas moins eu cette utilité, nous aimons à le croire, d'ajouter quelques faits nouveaux à la somme de nos connaissances sur la biologie et la morphologie de la cellule.

Quelques mots maintenant sur les réactions du mucilage, qui, dans toutes les espèces sans exception, sont celles de la cellulose, contrairement aux assertions de MM. Sachs, Van Tieghem et Olivier (1). L'iode ne le colore pas en bleu, comme le prétend Poulsen (2), mais bien en jaune. En ajoutant de l'acide sulfurique, il prend une belle coloration bleue, bien nette, quoique assez fugace et ordinairement d'autant plus intense qu'on se rapproche davantage de l'axe des couches comblantes.

Avec le chloroiodure de zinc ou le bichlorure d'étain iodé, la coloration est beaucoup plus stable, mais elle met souvent un peu de temps à se produire et peut même ne se manifester avec netteté qu'après traitement des coupes par la potasse. En dehors de toute intervention de ce dernier réactif, elle varie, suivant les espèces, du bleu gris sale ou roussâtre (*Æthionema heterocarpum*, *Conringia perfoliata*, *Diplotaxis erucoides*, *Alyssum calycinum*, etc., etc.), jusqu'au violet ponceau le plus éclatant (*Vesicaria sinuata* et *utriculata*, *Alyssum spathulatum* et *gemonense*), en passant par toute une gamme de nuances intermédiaires.

Très diluée, la potasse produit sur le mucilage à peu près le même effet que l'eau ; à un certain degré de concentration,

(1) Voy. ci-devant, p. 126 et 127.
(2) Ci-devant, page 127, note 3.

à 30 p. 100, ou au delà, elle le gonfle faiblement, — en lui faisant prendre parfois, dans certaines cellules à diffusion totale, chez les *Vesicaria*, par exemple, la forme caractéristique des espèces à projection conique ou en corne, et elle le fixe pour ainsi dire en cet état, de manière à le rendre désormais tout à fait inapte à se diluer dans l'eau.

Il est admis par tout le monde que le contenu cellulaire, — qu'on y voie une membrane ou un dépôt, peu importe, — se forme aux dépens des grains d'amidon qui remplissent les jeunes cellules dans la plupart des espèces (1) ou qui y deviennent plus ou moins abondants dans les premiers temps de la formation des couches (*Æthionema heterocarpum*, fig. 54 à 57). Nous savons que les grains sont en quelque sorte digérés par la substance granulo-visqueuse, de nature protéique, qui les tient en suspension, et qui, s'épaississant au fur et à mesure de leur dissolution, finit par se transformer directement elle-même en cellulose (2). On peut suivre aisément ce processus de transformation dans le curieux réticulum des cellules à mucilage du *Sinapis arvensis* (fig. 37 et 38).

Lorsqu'il n'existe que fort peu de grains amylacés dans les cellules au moment de la formation du contenu, la substance plastique provient probablement pour partie des assises sous-épidermiques où l'on en trouve toujours beaucoup, et elle est employée directement, à son lieu d'arrivée, à la formation du dépôt.

Il ne saurait non plus y avoir de doute sur le rôle physiologique du mucilage. M. Strasburger fait observer que la gélification des membranes permet aux graines « de se coller aux corps étrangers et de s'y fixer pour germer » ; c'est aussi l'opinion de M. Van Tieghem : « en se gonflant dans l'eau, ces membranes enveloppent la graine d'une couche

(1) *Bull. Soc. bot.*, 1867, *Rev. bibl.*, p. 22. — Flückiger et Hanbury, *Hist. des drogues d'origine végétale*, t. I, p. 191.

(2) Sur la transformation directe du protoplasma en cellulose, voir la *Revue de botanique* de M. Gaston Bonnier, t. I, p. 52.

gélatineuse qui la fixe au support ». M. Vuillemin y voit en outre un appareil de dispersion : « Dans le lin ou le coing, le tégument, d'abord sec, gonfle sa couche superficielle au contact de l'humidité et la transforme en gelée. La graine fixée par cette gelée, est emportée par les animaux (1). »

L'adaptation du corps mucilagineux à la fonction primordiale de fixation et à celle de dispersion, comme fonction dérivée, se manifeste surtout avec une saisissante évidence dans les cellules dont les projections en cônes, en stipes ou en boudins, quand on les voit se déployer vivement dans le champ de la préparation, nous apparaissent comme autant de tentacules en quête d'une surface d'adhérence.

Hâtons-nous d'ajouter qu'au fond le phénomène est le même dans certaines graines à projection diffuse, bien qu'elles ne paraissent s'entourer dans l'eau que d'une sorte de gelée amorphe. Qu'on laisse, en effet, ces sortes de graines se dessécher sur la lamelle, et bientôt on les verra souvent reliées à cette dernière par autant de petits filaments adhésifs qu'il y a de cellules sur la face inférieure de leur épiderme. Sur la face supérieure, au contraire, la gelée mucilagineuse se contracte de nouveau en une pellicule cornée amorphe, analogue à celle qui entourait la graine tout entière avant son immersion dans l'eau.

Cette dernière observation montre bien que la faculté d'absorption du mucilage ne s'exerce que pendant le temps de l'immersion et ne lui survit pas. Aussi serait-ce trop s'avancer que de dire, avec M. Strasburger, que le mucilage, une fois gonflé, « retient à la surface de la graine une certaine quantité d'eau » qui en faciliterait sans doute la germination. Sur ce point l'opinion du savant professeur ne nous semble pas justifiée.

(1) Vuillemin, *La Biologie végétale*, p. 290.

LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES (1).

Æthionema gracile, DC.
— grandiflorum, Boiss.
— heterocarpum, Gay.
Alyssum alpestre, L.
— calycinum, L.
— gemonense, L.
— montanum, L.
— spathulatum, Stev.
Anastatica Hierochuntina, L.
Arabis alpina, L.
— arenosa, Scop.
— Thaliana, L.
— Turrita, L.
Aubrietia deltoidea, DC.
— purpurea, Hort.
Barbarea intermedia, Bor.
— præcox, R. Br.
— vulgaris, R. Br.
Berteroa incana, DC.
Biscutella ambigua, DC.
— apula, L.
— auriculata, L.
Brassica campestris, L.
— nigra, K.
— oleracea, L.
— Napus, L.
— chinensis, L.
Bunias Erucago, L.
Calepina Corvini, Desv.
Camelina sativa, Crantz.
Capsella bursa-pastoris, Mœnch.
Cardamine hirsuta, L.
— impatiens, L.
— pratensis, L.
Cheiranthus Cheiri, L.
Cochlearia officinalis, L.
Conringia perfoliata, Link.
Crambe cordifolia, Stev.
— maritima, L.
Diplotaxis erucoides, DC.
— muralis, DC.
— tenuifolia, DC.
Draba aizoides, L.
— contorta, Ehrh.
— verna, L.
Eruca sativa, Lm.
Erucastrum obtusangulum, Rchb.
— Pollichii, Spenn.
Erysimum Perowskianum, F. et M.
Farsetia eriocarpa, DC.
Hesperis matronalis, L.
Hirschfeldia adpressa, Mœnch.
Hutchinsia petræa, R. Br.
Iberis amara, L.
— pinnata, Gou.
— umbellata, L.
Isatis tinctoria, L.
Lepidium campestre, R. Br.
— cordatum, W.
— Draba, L.
— graminifolium, L.
— ruderale, L.
— sativum, L.
Lunaria biennis, Mœnch.
Malcolmia africana, R. Br.
— maritima, R. Br.
Matthiola incana, R. Br.
Moricandia arvensis, DC.
Myagrum perfoliatum, L.
Nasturtium officinale, R. Br.
Neslia paniculata, Desv.
Raphanus sativus, L.
— — var. niger.
Rapistrum rugosum, All.
Senebiera Coronopus, Poir.
Sinapis alba, L.
— arvensis, L.
Sisymbrium acutangulum, DC.
— Irio, L.
— officinale, Scop.
— Sophia, L.
Teesdalia Iberis, DC.
— nudicaulis, R. Br.
Thlaspi arvense, L.
— ceratocarpum, L.
— montanum, L.
— perfoliatum, L.
Turritis glabra, L.
Vesicaria sinuata, Poir.
— utriculata, DC.

(1) La plupart des grappes flori. ou fructifères et des graines étudiées dans ce mémoire nous ont été fournies par M. Weber, jardinier chef au Jardin botanique de Dijon, que nous prions d'agréer l'expression de notre reconnaissance.

NOTE AJOUTÉE AU COURS DE L'IMPRESSION.

L'impression du présent mémoire était assez avancée lorsque j'ai eu connaissance, par le bienveillant intermédiaire de M. Ph. Van Tieghem, d'un travail sur le même sujet publié en 1885 par M. Max Abraham dans les *Jahrbücher* de Pringsheim (1).

Sans entrer dans l'examen détaillé de ce travail, je crois devoir en reproduire ici les conclusions en les comparant aux résultats de mes propres recherches. Ces conclusions sont imprimées en italique.

1° *L'épaississement des parois dans les cellules épidermiques des graines des Crucifères ne commence que lorsque les cellules ont acquis leur dimension définitive.*

J'ai remarqué que les épaississements commencent à se former aussitôt après l'évolution ascensionnelle du noyau qui est venu se fixer au milieu de la paroi externe ou vers le centre de la cavité, c'est-à-dire à un moment où les cellules n'ont pas encore atteint leurs dimensions définitives. Il est vrai qu'au début ils sont d'une observation difficile et qu'ils ne deviennent souvent bien visibles que lorsque ces dimensions sont atteintes ou près de l'être.

2° *L'épaississement est toujours précédé d'un dépôt d'amidon dans la cellule. Ce dépôt est plus abondant dans les* Berteroa, Erisymum, Lepidium, Camelina, Alyssum, *que dans les* Sisymbrium *et* Capsella.

Le dépôt d'amidon varie beaucoup d'importance suivant les espèces. D'une abondance moyenne chez les *Sisymbrium officinale* et *acutangulum*, par exemple, comme chez le *Capsella*, ainsi que l'indique fort bien M. Abraham, il est encore plus rare chez le *Sisymbrium Irio*. De plus j'ai constaté que, chez certaines espèces du type *Æthionema*, il apparaît seulement au cours de la formation des épaississements et qu'il grossit rapidement pour être peu après résorbé. Le mode de résorption de cette substance a donné lieu, au cours de mon mémoire, à quelques observations qui ne me semblent pas dépourvues d'intérêt.

3° *Les couches se déposent d'ordinaire à partir du bord de la paroi externe. Il n'y a exception que pour l'*Alyssum calycinum, *où elles se déposent parallèlement à la face externe.*

La première couche de dépôt se forme toujours parallèlement à la paroi externe, soit en la recouvrant d'abord tout entière pour s'abaisser ensuite sur les bords (*Lepidium*, *Sisymbrium*, etc.), soit en ménageant au début deux vides, l'un discoïde, au centre de la paroi, l'autre circulaire sur ses bords (*Capsella*, etc.), ou même un seul vide marginal (*Calepina*), soit enfin en formant contre cette même paroi des plaques d'abord isolées puis confluentes (*Brassica*, *Raphanus*).

4° *Les couches progressent ensuite vers l'intérieur de la cellule, en même temps que l'amidon s'y résorbe peu à peu.*

Les couches progressent en effet régulièrement dans l'intérieur de la cellule, sauf pour les espèces à plaques confluentes dont il vient d'être question à l'instant; mais le mode de progression varie beaucoup d'une espèce à l'autre, souvent dans le même genre, ce qui correspond à autant de modifications importantes dans la structure définitive du contenu. En

(1) Max Abraham, *Bau und Entwickelungsgeschichte der Wandverdickungen in den Samenoberhautzellen einiger Cruciferen* (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, XVI, 1885, p. 599).

général les couches se redressent plus ou moins vivement dans l'axe de la cellule, c'est-à-dire dans la partie qui se comble en dernier lieu, et c'est là qu'elles prennent assez de consistance dans certaines espèces, pour y former ces cônes pleins ou évidés de mucilage non diffusible, que nous avons désignés sous le nom de columelles stables.

5° *Les* Lepidium sativum *et* ruderale *se distinguent par la formation d'une gelée homogène qui s'échappe par diffusion tandis que, dans les autres graines étudiées, la gelée laisse toujours reconnaître une différenciation.*

La différenciation des couches de manchon est, en effet, assez vague chez les *Lepidium* et leur diffusion dans l'eau à la maturité tellement rapide qu'il est alors assez difficile d'en constater l'existence; il faut pour les distinguer s'adresser à des graines incomplètement mûres. Quant à la columelle proprement dite, produit d'une différenciation plus accusée de la couche la plus interne, elle se retrouve aussi bien chez les *Lepidium sativum* et *ruderale* que chez la plupart des autres espèces du même genre; elle y est également constituée par un cône évidé de cellulose non diffusible qui entoure la cavité axile primitive et se contracte en un corps solide à la maturité. Il est vrai que cette couche de revêtement reste très mince chez le *Lepidium sativum*, ce qui la rend souvent méconnaissable dans les graines mûres.

J'ai montré en outre d'une manière générale que le contenu des cellules ne se comporte pas de même en présence de l'eau dans toutes les espèces, et que l'on peut distinguer à cet égard quatre types principaux : diffusion totale du contenu; diffusion des couches latérales seulement, avec réserve d'une columelle axile stable; simple gonflement des couches, souvent même peu accusé, sans diffusion; enfin projection du contenu tout entier en un corps figuré qui fait saillie hors des cellules, avec ou sans addition d'une auréole hyaline, et se développe suivant des procédés variables, quelques-uns très curieux.

6° *Gelée et cellulose se ressemblent par beaucoup de réactions, comme l'insolubilité dans l'eau chaude, la solubilité dans la potasse, la coloration en bleu par l'iode et l'acide sulfurique. La grande analogie de la gelée avec la cellulose ressort encore de ce fait que la gelée peut se transformer facilement en cellulose, comme on l'a vu dans l'*Erysimum cheirantoides.

La gelée et la cellulose de la membrane externe se comportent, en effet, de même en présence de l'iode et de l'acide sulfurique, sauf certaines différences d'intensité dans la coloration des diverses parties. La coloration du contenu par le chloroiodure de zinc et le bichlorure d'étain iodé varie au contraire beaucoup suivant les espèces.

Quant à la potasse, nous savons que, très étendue, elle produit à peu près le même effet que l'eau, tandis qu'à un degré convenable de concentration, elle gonfle faiblement le contenu et le rend inapte à se diluer ultérieurement dans l'eau.

Je termine en faisant remarquer que M. Abraham n'a étudié les épaississements mucilagineux que dans sept genres : *Capsella*, *Sisymbrium*, *Camelina*, *Alyssum*, *Lepidium*, *Erysimum* et *Berteroa*, tandis que mes observations ont porté sur quatre-vingt-dix espèces réparties entre quarante-six genres.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE IX

Fig. 1. — *Capsella bursa-pastoris.* — Tégument séminal, d'après M. Strasburger. *a*, assise interne ou azotée (grains d'aleurone); *b*, couche formée d'éléments écrasés; *b'*, assise des cellules en U, dont les parois internes et radiales se sont seules épaissies; *c*, assise externe; cellules à mucilage.
Fig. 2 à 7. — *Id.* — Évolution des cellules à mucilage.
Fig. 8, 9. — *Id.* — Cellules adultes dans l'eau.
Fig. 10 à 12. — *Id.* — Cellules vues de face, à trois des phases de leur évolution.
Fig. 13. — *Erysimum Perowskianum.* — Cellule adulte.
Fig. 14. — *Malcolmia maritima.* — Idem.
Fig. 15, 16. — *Thlaspi perfoliatum.* — Cellules en formation.
Fig. 17. — *Id.* — Cellule adulte dans l'eau.
Fig. 18. — *Iberis pinnata.* — Cellule en formation accompagnée de deux cellules à épaississements normaux.
Fig. 19. — *Lepidium campestre.* — Jeune cellule traitée par l'alcool.
Fig. 20. — *Id.* — Cellule un peu plus avancée.
Fig. 21. — *Id.* — Cellule adulte dans l'eau, sans rupture de la paroi externe.
Fig. 22, 23. — *Id.* — Cellules vues de face, en formation (22) et adultes (23).
Fig. 24. — *Vesicaria utriculata.* — Cellule en formation.
Fig. 25 à 27. — *Id.* — Cellules à différents degrés de maturité.
Fig. 28, 29. — *Diplotaxis muralis.* — Cellules en formation.
Fig. 30. — *Id.* — Cellule adulte.
Fig. 31. — *Diplotaxis erucoides.* — Cellule adulte.
Fig. 32. — *Id.* — La même dans l'eau, avec cordon axile persistant de cellulose.
Fig. 33 à 35. — *Erucastrum Pollichii.* — Cellules adultes.
Fig. 36. — *Sinapis arvensis.* — Cellule en formation.
Fig. 37. — *Id.* — Cellule adulte.
Fig. 38. — *Id.* — Cellule vue de face; réseau de substance protéique sur le point de se transformer en cellulose.
Fig. 39, 40. — *Sisymbrium Irio.* — Cellules en formation.
Fig. 41. — *Id.* — Cellule adulte.
Fig. 42. — *Id.* — La même dans l'eau, en projection figurée.
Fig. 43. — *Sisymbrium officinale.* — Cellule adulte en projection.
Fig. 44 à 46. — *Sinapis alba.* — Cellules en formation.
Fig. 47. — *Id.* — Cellule adulte.
Fig. 48. — *Id.* — La même dans l'eau.

Fig. 49. — *Conringia perfoliata.* — Cellule en formation.
Fig. 50. — *Id.* — Cellule adulte.
Fig. 51. — *Id.* — Cellule dans l'eau, en projection droite.
Fig. 52. — *Id.* — Cellule en projection renversée.
Fig. 53 à 58. — *Æthionema heterocarpum.* — Évolution des cellules.
Fig. 59, 60. — *Id.* — Cellules adultes dans l'eau, en projection droite.
Fig. 61. — *Id.* — Cellule en projection renversée.
Fig. 62. — *Aubrietia deltoidea.* — Cellule en formation.
Fig. 63. — *Id.* — Forme de certaines cellules adultes dans l'eau.
Fig. 64. — *Aubrietia purpurea.* — Cellule en formation.
Fig. 65. — *Id.* — Cellule en projection dans l'eau.
Fig. 66. — *Calepina Corvini.* — Cellule en formation.
Fig. 67. — *Id.* — Cellule adulte dans l'eau.
Fig. 68. — *Hesperis matronalis.* — Cellule en formation.
Fig. 69. — Cellule adulte dans la potasse diluée.
Fig. 70. — *Barbarea vulgaris.* — Cellule adulte dans la potasse diluée.
Fig. 71. — *Brassica oleracea.* — Cellule en formation.
Fig. 72. — *Id.* — Cellule adulte dans la potasse diluée.
Fig. 73, 74. — *Raphanus sativus.* — Cellules adultes dans la potasse diluée.

NOUVELLES RECHERCHES SUR LA CIRCULATION

DU

SACCHAROMYCES APICULATUS

DANS LA NATURE

Par Emil Chr. HANSEN.

Dans un mémoire sur les Levures du vin (*Comptes rendus* 1890, t. CX, nº 10, p. 536), M. A. Rommier s'exprime comme il suit sur le Sacch. apiculatus :

« Son cycle est bien connu : elle apparaît au printemps sur les fleurs des plantes nectarifères, plantes visitées par les abeilles, et les insectes la disséminent sur tous les fruits et la rapportent sur les rayons des mouches à miel, où elle passe l'hiver. » Et il ajoute ensuite qu'on ne possède aucun renseignement certain sur le cycle du Sacch. Pastorianus et du Sacch. ellipsoïdeus. Je suis complètement d'accord avec M. Rommier sur ce dernier point, mais ne le suis pas du tout en ce qui concerne sa communication sur le Sacch. apiculatus.

En 1880, j'ai donné dans *Hedwigia* un court aperçu de mes recherches sur cette Levure et sur son cycle dans les différentes saisons de l'année, et, en 1881, j'ai publié un mémoire détaillé sur le même sujet dans mes « Recherches sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques » (*Compte rendu des travaux du laboratoire de Carlsberg*, Copenhague, vol. I, résumé français, p. 160 et suiv.). J'arrivai à ce résultat que les fruits mûrs, doux et juteux

(groseilles à maquereau, cerises, prunes, etc.), constituent pendant l'été son milieu nutritif proprement dit et son habitat normal. Elle s'y multiplie en produisant des générations innombrables qui se répandent au loin à l'aide du vent et des insectes. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'on la trouve en été au-dessus du sol en d'autres endroits ou sur les fruits ci-dessus mentionnés tant qu'ils ne sont pas mûrs. Les fruits de la catégorie ci-dessus mentionnée qui mûrissent les premiers nourrissent les premières générations, et ceux qui mûrissent plus tard, les dernières. Elle est entraînée par la pluie et avec les fruits tombés dans la terre, où elle passe l'hiver pour recommencer l'été suivant le même cycle. La terre est pendant l'hiver son habitat normal, de même que les fruits doux et juteux le sont en été. Que le Sacch. apiculatus puisse aussi, dans son cycle, se rencontrer sur les fruits précités avant leur maturation, ou sur des branches, des feuilles, etc., cela va sans dire, mais il ne s'y propage pas et lorsque ses cellules, dans ces circonstances, sont exposées à l'action directe de l'air, elles se dessèchent et meurent très rapidement. De jeunes cellules vigoureuses qui cependant n'étaient pas exposées directement aux rayons du soleil moururent en moins de vingt-quatre heures, et au soleil beaucoup plus vite (voir mes expériences à ce sujet dans *Botanisches Centralblatt*, 1885, n° 6).

Les recherches ci-dessus mentionnées sont le fruit de plusieurs années d'études méthodiques, et c'est par centaines que se comptent mes expériences. Je me permets de renvoyer aux mémoires cités plus haut ceux que ma méthode et les détails de ma démonstration intéresseraient plus spécialement. Dans le cours des cinq dernières années, j'ai souvent eu l'occasion, en poursuivant des études analogues, de contrôler de nouveau mes expériences et j'en ai toujours trouvé l'exactitude confirmée. Je communiquerai maintenant quelques observations jusqu'ici non publiées qui sont en connexion avec les recherches précédentes.

Je rappellerai d'abord que M. Boutroux (Extrait du *Bul-*

letin de la Société Linnéenne de Normandie, 3e série, VIIe vol.) a, en 1883, émis l'opinion que certaines espèces de Levures semblent passer dans des fleurs nectarifères le temps compris entre la fin de l'hiver et la maturation des fruits doux et juteux, et que les insectes jouent un rôle important en les transportant alentour. Cependant M. Boutroux n'a constaté dans ces fleurs aucune multiplication des cellules de Levure, et c'est aussi avec beaucoup de réserve qu'il expose son hypothèse. Relativement à la question de savoir si les cellules de Levure hivernent dans les ruches des abeilles, il a fait une expérience directe qui a donné un résultat négatif (*l. c.*, p. 12). Pour ce qui regarde le Sacch. apiculatus, qui nous occupe spécialement ici, il ne l'a jamais trouvé dans des fleurs et seulement une fois sur une abeille (*l. c.*, p. 40). Son hypothèse, en tout cas, n'est donc pas applicable à cette Levure.

Peu de temps après la publication du mémoire de M. Boutroux, je repris ses expériences et, en ce qui concerne le Sacch. apiculatus, j'arrivai en somme au même résultat que lui. Mes cultures se faisaient dans de petits flacons fermés avec un bouchon de coton stérilisé et en outre coiffés avec du papier à filtrer stérilisé; comme liquide nourricier, j'employais le moût de bière stérilisé, où le Sacch. apiculatus se développe avec facilité. Ces expériences avec les fleurs nectarifères qui croissaient dans les champs et le jardin du laboratoire furent poursuivies pendant tous les mois de l'année, et en voici les résultats. Dans le cours des quatre premiers mois, je ne trouvai dans les fleurs pas trace de la petite Levure dont il s'agit, mais il y en avait toujours dans la terre, sous les arbres et les arbustes sur les fruits desquels elle avait vécu et s'était propagée l'été précédent. Elle ne se montra qu'en mai et seulement dans deux cultures sur dix-huit faites avec des fleurs de Cerisier et de Fraisier. Que sa présence cependant doive être regardée comme purement accidentelle, cela résulte de ce qu'elle a seulement été trouvée dans très peu des nombreuses fleurs soumises à

l'expérience, comme aussi de ce que les cultures analogues faites en juin avec des fleurs n'en renfermaient pas. En juillet et en août, il y en avait au contraire très souvent dans les fleurs, mais on en rencontrait en même temps sur les branches, les feuilles et ailleurs, et les poussières de l'air, surtout dans le jardin, étaient riches en cellules de cette Levure. Les fruits doux et juteux, alors arrivés à maturité, offraient de nombreux foyers à son développement, et partout où s'épanchait leur jus sucré, on trouvait une grande quantité de petites cellules en train de se multiplier. Cette Levure devint ensuite de plus en plus rare dans les fleurs, et pendant les trois derniers mois de l'année, je ne la trouvai encore que dans son habitat normal d'hiver, à savoir dans la terre. Après tous ces résultats, il eût, à vrai dire, été superflu de poursuivre plus longtemps cette étude. Cependant, je fis encore, dans le cours du printemps, une série d'expériences pour voir si notre petite cellule de Levure pouvait aussi passer l'hiver chez les mouches, les abeilles et les bourdons, mais je n'en découvris pas trace ni dans leurs poils, ni dans leurs demeures. Mes recherches sur la bouse de vache et le crottin de cheval dans les différentes saisons de l'année m'ont conduit au même résultat. Il s'ensuit que l'opinion émise par M. Brefeld, à savoir que les excréments des animaux, notamment des herbivores, constituent le milieu nutritif et l'habitat proprement dit des cellules de Levure, est tout à fait inexacte, au moins en ce qui concerne le Sacch. apiculatus. Le cycle que j'ai indiqué est donc réellement le cycle normal qui se répète d'année en année. La présence du Sacch. apiculatus dans des fleurs nectarifères, ou sur des branches, des feuilles, etc., doit, ainsi que je l'ai montré, être considérée comme purement accidentelle.

J'ai recueilli les renseignements ci-dessus mentionnés sur le lieu d'hivernage du Sacch. apiculatus, soit en faisant des recherches dans la nature, soit en semant en automne des cellules de cette Levure dans des pots à fleurs et en enterrant ensuite ces derniers, avec d'autres pots non infec-

tés servant de témoins, dans un endroit du jardin où je savais que la terre ne renfermait pas de Sacch. apiculatus. J'appris ainsi, par des expériences souvent répétées, que le Sacch. apiculatus se conservait toujours vivant au moins pendant une année. Étendre l'expérience au delà de ce terme n'est guère praticable avec cette manière d'opérer, car, d'une part, le nombre des cellules semées se trouvait à la longue considérablement réduit, non seulement parce qu'il en meurt beaucoup, mais aussi parce qu'il y en a un grand nombre qui sont dévorées par des animalcules et des amibes, et, de l'autre, en prolongeant trop longtemps l'expérience, on n'est pas tout à fait sûr qu'il ne se soit pas du dehors introduit des cellules de l'espèce de Levure qui est l'objet de cette recherche.

Pour obtenir à cet égard une complète certitude, j'ai, dans l'automne de 1885, procédé à une nouvelle série d'expériences. Quelques-uns des tubes bien connus qui, dans les filtres Chamberland, servent à purifier l'eau des organismes qu'elle peut renfermer, furent remplis de terre végétale ordinaire, et puis stérilisés dans un autoclave. J'en ensemençai une partie de cellules jeunes et vigoureuses de Sacch. apiculatus, qui provenaient d'une culture absolument pure faite dans du moût de bière et, après décantation du moût, avaient été mélangées avec de l'eau stérilisée. Les tubes, bien fermés à leurs extrémités pour que rien ne pût y pénétrer, furent ensuite enterrés verticalement dans mon jardin à côté des autres tubes non infectés servant de témoins. L'extrémité supérieure des tubes était juste au niveau du sol, de sorte qu'on peut dire que les cellules semées se trouvaient dans la couche de terre superficielle. Enfin la matière dont ses tubes sont formés permettait la libre circulation tant de l'air que de l'eau, et en tant qu'ils ne se fendaient pas, ils protégeaient aussi la culture pure de Sacch. apiculatus qui y était renfermée. Quand, trois ans après, j'interrompis l'expérience, il y avait des Sacch. apiculatus vivants dans tous les tubes dont la terre avait à l'ori-

gine été ensemencée de cette Levûre. Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer qu'en les cultivant dans du moût de bière stérilisé, j'obtins assez rapidement une végétation vigoureuse et absolument typique de cette espèce, tandis qu'en faisant la culture dans ce même moût additionné de 5 p. 100 de gélatine, il ne se manifesta aucun signe de vie. Cependant lorsque les cellules semées sont jeunes et vigoureuses, elles se développent avec facilité sur la gélatine ci-dessus mentionnée, et si elles sont restées inactives, cela montre que leur long séjour dans la terre les a affaiblies, et confirme en même temps ce que j'ai déjà eu l'occasion de faire observer, à savoir que, en pareille circonstance, le moût de bière est à préférer à la gélatine. Le Sacch. apiculatus s'est donc, pendant trois ans, maintenu vivant dans la terre, et il aurait probablement pu y vivre plus longtemps si je n'avais pas interrompu l'expérience. Il a donc plus de chance d'être transporté à l'état vivant au foyer de sa propagation, les fruits doux et juteux, et n'a pas besoin de terminer son cycle en un an, mais peut le prolonger pendant plusieurs années, ce qui fournit une nouvelle preuve de l'inutilité des fleurs nectarifères, même comme stations intermédiaires.

Comme M. Rommier le fait très justement remarquer, nous ne savons rien de certain sur le cycle des autres Levûres alcooliques. C'est un fait bien connu qu'on trouve en général des cellules de Saccharomyces sur les fruits gâtés à jus sucré. Pendant le cours de plusieurs années, j'ai fait des expériences, analogues à celles que je viens de décrire, sur quelques-uns des Saccharomyces qu'on rencontre dans nos vergers, comme aussi sur les espèces que j'ai introduites dans la littérature : le Sacch. Pastorianus I, le Sacch. ellipsoïdeus I, et la Levûre basse n° 1 de Carlsberg (1)

(1) On trouvera une description de ces dernières espèces dans mes « Recherches sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques » (*Compte rendu des travaux du laboratoire de Carlsberg*. Copenhague, 1883, 1886 et 1888).

et sur quelques Levûres hautes des brasseries. J'ai ainsi toujours constaté que lorsqu'on les sème dans la terre au mois de septembre, ils y sont encore vivants au bout d'une année, et de plus observé que quelques espèces produisent des endospores à la surface du sol. Quant à la question de savoir si, de même que pour le Sacch. apiculatus, les fruits constituent le milieu nutritif normal de ces vrais Saccharomyces et la terre leur habitat normal pendant l'hiver, je n'ai pas jusqu'ici réussi à la résoudre. Parce qu'on peut les rencontrer dans ces conditions, il ne s'ensuit pas que ce soit la règle.

Sous ce rapport, il est à observer que l'illustre M. Pasteur a trouvé que les Saccharomyces du raisin ne peuvent pas rester vivants dans la terre d'une saison à l'autre (*Examen critique d'un écrit posthume de Claude Bernard sur la fermentation*. Paris, 1879, p. 73, 74). Comme on pouvait s'y attendre, un grand nombre des cellules de Levure qui se trouvent sur les raisins mûrs à l'époque des vendanges sont entraînées dans la terre par la pluie et avec les grains qui se détachent; mais quand M. Pasteur, aux mois d'août et d'octobre, examina la terre sous les ceps dans le Jura, elles avaient disparu. Désirant pour quelques-unes de ses recherches d'obtenir des raisins qui fussent arrivés à maturité sans avoir reçu aucune cellule de Levure, il fit construire une serre sur une partie de sa vigne. Il partait en effet de l'idée que les Levûres proprement dites du vin ne se trouvaient en août ni dans la terre au-dessous des ceps, ni sur les raisins verts, ni sur les sarments et les feuilles. Tandis que les grappes croissant en plein air étaient, en octobre, riches en cellules de Levure et donnaient facilement un moût fermentescible, il en était tout autrement des raisins de la serre. D'après M. Pasteur, les Saccharomyces du vin viennent de l'extérieur à l'époque où les fruits mûrissent, mais d'où viennent-ils? c'est ce qu'on ignore.

Lorsque je commençai ces études sur le cycle des Levûres alcooliques, je reconnus bientôt que, pour retirer de mes

recherches autre chose que des notions vagues et incertaines, je devais m'en tenir à une seule espèce de Levure et en choisir une qui me permît de poser nettement les questions. En d'autres termes, il fallait choisir une forme facilement reconnaissable dans tous les temps, de manière qu'on pût toujours dire avec certitude si elle se trouvait ou non dans un lieu donné. Il n'y a aucune Levûre qui remplisse aussi complètement ces conditions que le Sacch. apiculatus. C'est pourquoi j'ai aussi réussi à mener mes recherches à bonne fin. Les autres Saccharomyces présentent sous ce rapport de bien plus grandes difficultés, mais la méthode doit rester la même si nous voulons également acquérir une notion claire de leur circulation dans la nature.

Laboratoire de Carlsberg.

Copenhague, avril 1890.

RECHERCHES

SUR

L'ORIGINE MORPHOLOGIQUE

DU LIBER INTERNE

Par M. LAMOUNETTE,

Agrégé des Sciences naturelles, professeur au lycée de Toulouse.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Pendant la première moitié de ce siècle, les botanistes admettaient que le liber est caractérisé par les éléments désignés sous le nom de *fibres libériennes;* mais les idées furent complètement modifiées à ce sujet à la suite des travaux de Hartig (1), de Hugo Mohl (2) et de Hanstein (3), car on ne tarda pas à remarquer que, dans toutes les plantes vasculaires, l'élément caractéristique du liber est le *tube criblé.*

A partir de cette époque, le liber a été l'objet d'un grand nombre de travaux importants dont les résultats sont rentrés dans le domaine classique et que je n'ai pas par conséquent à exposer ici. Je dirai seulement que ces travaux nous ont fait connaître la nature, l'origine et le déve-

(1) Hartig, *Wollständige naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen,* Berlin, 1851.

(2) Hugo Mohl, *Einige Andentungen über die Organisation der Stammes,* etc., Berlin, 1855.

(3) Hanstein, *Die Milchsaftgefässe und die verwandten Organe der Rinde,* 1864.

loppement du liber, ainsi que la complexité de structure des tubes criblés.

Mais, en même temps, une nouvelle voie s'ouvrait aux investigations des botanistes.

En 1854, Hartig (4) signalait, pour la première fois, la présence d'un liber interne dans les faisceaux d'une Cucurbitacée (*Cucurbita Pepo*). La voie ouverte par Hartig a été brillamment explorée, tant en France qu'à l'étranger, et aujourd'hui on connaît un grand nombre de familles du groupe des Dicotylédones qui présentent un double liber dans leurs faisceaux conducteurs.

Les résultats de ces nouvelles recherches ont été exposés déjà bien des fois par mes devanciers, ce qui m'autorise à être très bref à cet égard (5).

En 1855, Hugo Mohl étudie le liber interne des Cucurbitacées et des Asclépiadées.

En 1864, Hanstein (*loc. cit.*) étudie la même formation dans les Apocynées, les Asclépiadées, les Solanées, les Chicoracées; Schreiber (1), en 1865, dans les Lythracées.

En 1875, M. Vesque (2) fait l'histoire résumée, mais très importante, du liber interne dans les Cestrinées, les Solanées, les Cucurbitacées, les Borraginées, les Convolvulacées, les Lagoniacées, les Apocynées, les Asclépiadées, les Gentianées, les Scrofularinées, les Acanthacées et les Euphorbiacées.

L'année suivante, de Bary (3) donne le nom de faisceaux bicollatéraux aux faisceaux pourvus d'un double liber, et étudie le liber interne des Myrtacées.

Les Œnothéracées sont étudiées à ce point de vue en 1880-81, par J.-E. Weiss et Rutzou (4).

En 1882, M. Petersen (5) fait une étude très complète du

(4) Hartig, *Bot. Zeit.*, 1854.
(3) H. Mohl, *Bot. Zeit.*, 1855.
(1) Schreiber, *Bot. Zeit.*, 1865, p. 371.
(2) Vesque, *An. Sc. nat.*, 6e s., f. II, 1875.
(3) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, Leipzig, 1877.
(4) Rutzou, *Botanisk Tidsskrift*, 1881.
(5) Petersen, *Ueber das Autreten bicollateraler Gefässbundel* (Jahrbücher für Systematik, 1882).

liber interne, partout où il avait été signalé avant lui.

M. Hérail (6), en 1885, critique vivement les résultats signalés par l'auteur précédent au point de vue de l'origine du liber interne.

MM. Costantin et Dufour, en 1885, signalent cette formation dans les Stylidées.

M. Lignier, tout récemment, fait l'étude du liber interne des Mélastomacées et des Myrtacées, dans son important travail sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées.

Ces divers travaux ont eu surtout pour objet l'étude de la disposition et de la structure du liber interne déjà bien développé, et à ce point de vue, il semble n'y avoir plus guère de nouvelles recherches à faire. Parmi eux, celui de M. Petersen mérite une mention toute spéciale, parce qu'il les résume, en même temps qu'il en généralise les résultats à cause du grand nombre d'exemples étudiés par ce savant botaniste.

Mais, au point de vue de l'origine morphologique première du liber interne, on trouve dans ces travaux peu de renseignements, et pour faire ressortir ce côté de la question je crois devoir examiner d'abord tout spécialement les recherches de MM. Vesque, Petersen, Hérail et Lignier.

A la vérité, on ne rencontre, dans les quelques pages consacrées par M. Vesque (*loc. cit.*) à l'étude du liber interne, que des observations très vagues concernant l'origine première de cette formation.

Dans les Cestrinées, dit cet auteur, le liber interne s'accroît par la division de ses cellules; dans les Cucurbitacées chacun des dix faisceaux libéroligneux présente au début un peu de tissu libérien sans fibres, qui s'accroît ensuite en

(6) Hérail, *Recherches sur l'anat. comparée de la tige des Dicotylédones* (Ann. des sc. nat., 7e s., t. II, 1885).

(7) Costantin et Dufour, *Contributions à l'étude de la tige des Lécythidées* (Bull. Soc. Bot., 2e s., t. VII, 1885).

(8) Lignier, *Recherches sur l'anat. comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées*, Paris, 1887.

tous sens par la division de ses cellules primitives; dans les Asclépiadées, il s'accroît par un *faux cambium*, « reste du procambium passé à l'état permanent sans changer de nature, » etc., etc.

Cette dernière observation semble montrer que — au moins pour les Asclépiadées — M. Vesque admet que le liber interne est aussi primitif que les autres éléments des faisceaux et, en tout cas, il paraît hors de doute qu'il emprunte une partie de ses propres éléments au tissu procambial formateur des faisceaux.

Mais on peut dire que la question de savoir si le liber interne se forme en même temps que le bois et le liber externe et aux dépens du même procambium reste absolument intacte.

Cette question a été abordée par M. Petersen (*loc. cit.*) dans les quelques pages qui terminent son travail. Quoique les exemples donnés par cet auteur ne soient pas très nombreux, les conclusions qu'il en tire sont très précises.

Ces exemples se rapportent aux Lythracées, aux Myrtacées, aux Onagracées, aux Cucurbitacées et aux Campanulacées.

Dans *Lythrum salicaria*, dit-il, les premières trachées qui apparaissent sont séparées de la moelle par deux ou trois couches de cellules qui se divisent radialement et tangentiellement pour se différencier en groupes libériens presque en même temps que se différencient les trachées. Et, après cette observation, l'auteur n'hésite pas à affirmer que « les groupes intérieurs de tubes criblés se développent comme des parties dépendantes des faisceaux vasculaires ».

Dans *Melaleuca densa* et *Œnothera odorata*, on observe, au fond, les mêmes faits, avec cette différence que, dans les Myrtacées, le liber interne est rattaché plus étroitement encore aux autres parties du faisceau vasculaire, mais que dans les Œnothéracées on peut se demander si le liber interne naît à la périphérie de la moelle ou dans le cercle vasculaire. Le développement de *Trichosanthes villosa* lui permet cependant d'affirmer que là aussi la bicollatéralité est primitive.

Les Campanulacées ont présenté quelques difficultés à ce sujet : ainsi, dans *Campanula latifolia*, la portion du tissu procambial située entre la moelle et les premières trachées spirales prend un aspect semblable à la moelle parce que ses cellules s'élargissent. Aussi, en raison de ce fait, « le liber interne ne paraît pas appartenir d'une façon aussi évidente aux faisceaux vasculaires » ; mais le développement montre « qu'il se rapproche plus génétiquement des faisceaux que de la moelle ».

Les autres espèces de *Campanula* et *Phyteuma limoniifolium* lui ont montré, au point de vue du développement, des rapprochements avec l'espèce précédente.

Ainsi, pour M. Petersen, il ne reste aucun doute sur l'*origine procambiale* du liber interne ni par conséquent sur l'exactitude de la dénomination de bicollatéralité introduite dans la science par de Bary.

On pourrait trouver que les exemples qu'il donne à cet égard sont en trop petit nombre pour justifier une généralisation aussi nette; mais il est probable que l'étude des nombreuses espèces qu'il avait étudiées déjà à ce moment avait éclairé son opinion.

Il semblerait que la question de l'origine du liber interne dût être tranchée après ces études. Cependant M. Hérail la reprend dans ses recherches sur la tige des Dicotylédones et il arrive à des conclusions tout autres.

Après avoir rejeté l'expression de de Bary, sauf pour les Cucurbitacées, M. Hérail donne un résumé rapide de ses observations sur l'origine du liber interne.

Dans les Cucurbitacées, dit-il, « le liber interne est aussi primaire que les trachées elles-mêmes » et il s'accroît pendant un temps assez long. « Ici donc, les deux libers et le bois procèdent bien de la différenciation du même méristème et tous ces éléments font partie du faisceau au même titre; ce sont bien là, en réalité, des faisceaux bicollatéraux. »

Dans les Solanées, le liber interne, pouvant faire défaut dans les tiges très jeunes (*Atropa Belladona*), ne prend point

naissance aux dépens du méristème primitif, mais par le cloisonnement de quelques cellules médullaires. La bicollatéralité n'est point primitive, puisque l'on peut observer quatre faisceaux collatéraux et un seul amas libérien au centre de la moelle (*Datura Stramonium*).

Dans les Cestrinées, les Apocynées et les Asclépiadées, on trouve des faits aussi concluants; de même pour les Œnothéracées, où le liber interne apparaît en même temps que le liber externe; de même aussi pour les Convolvulacées où il apparaît plus tard; de même enfin pour les Basellacées, dans lesquelles le liber interne — ainsi que l'avait déjà affirmé M. Morot (1) — ne se développe que vers la fin de la période végétative.

Pour ces raisons — et afin d'éviter toute fausse interprétation d'origine — M. Hérail propose de donner définitivement au liber interne la dénomination de *liber médullaire*.

Entre les conclusions de M. Petersen et celles de M. Hérail, l'opposition, si grande qu'elle paraisse, n'est pourtant point absolue car l'on trouve des conclusions conciliatrices dans la partie de la thèse de M. Lignier consacrée à la distribution et à l'origine du liber interne des Calycanthées.

Voici, en effet, comment s'exprime M. Lignier à ce sujet (p. 223 et 260) :

« Dans les Calycanthées le liber interne peut être localisé dans les faisceaux; d'autres fois il tapisse les couronnes ligneuses d'une bande mince, continue, plus épaisse dans les faisceaux foliaires sortants. Parfois le bois et le liber interne sont séparés par une zone cambiale peu active qui donne un peu de liber secondaire interne.

« Le liber interne des faisceaux de la couronne apparaît postérieurement aux massifs libéroligneux médullaires. Il se forme aux dépens : 1° des éléments neutres internes des

(1) Morot, *Recherches sur le péricycle* (Ann. Sc. nat., 6e s., t. XX, 1885).

faisceaux; 2° des éléments voisins du parenchyme médullaire.»

Ailleurs (p. 241) le même auteur constate que la « différenciation du liber interne ne se fait que très tardivement : il se forme aux dépens de quelques cellules de la couronne procambiale et de quelques cellules médullaires voisines. »

Mais il n'en est pas de même dans les Myrtacées, d'après M. Lignier (p. 369 et 389).

« Le liber interne existe chez toutes les Myrtées et chez toutes les Leptospermées; généralement même il y est bien développé. Ce liber est en grande partie d'origine secondaire. La zone cambiale du liber interne est contiguë au bord interne de la couronne ligneuse... Mais elle ne fournit jamais d'éléments ligneux vers l'extérieur.

« Le liber interne se développe d'abord par recloisonnement longitudinal des cellules de la *bande procambiale* intérieure, puis plus tard aux dépens d'une zone cambiale établie contre les trachées initiales, entre elles et les premiers éléments libériens internes. »

Cette conclusion est conforme à celle de M. Petersen.

On voit combien il est difficile — dans l'état actuel de cette question — de se faire une idée nette sur l'origine du liber interne. La famille des Calycanthacées et la famille des Cucurbitacées mises à part, on se trouve en face de deux opinions opposées, l'une voulant que le liber interne fasse partie du faisceau au même titre que le bois et le liber externe, l'autre affirmant que ce même liber interne ne naît pas aux dépens du procambium fournissant les autres éléments des faisceaux conducteurs.

Si les observations avaient été faites sur des plantes différentes des mêmes groupes végétaux, on pourrait croire que cette discordance dans les résultats qu'elles ont donnés est le fait de variations personnelles de ces plantes ; mais M. Hérail affirme avoir étudié les mêmes plantes que ses prédécesseurs, et on aboutit, en définitive, à cette conclusion qu'il se peut que M. Pétersen n'ait pas étudié le liber interne assez tôt pour en voir son origine première.

J'ai entrepris dans ce travail de rechercher cette origine première du liber interne. Mais il m'a semblé qu'il faut envisager cette question à un point de vue plus large, si l'on veut aboutir à des conclusions plus générales.

En effet, le liber interne est une formation que l'on trouve ou que l'on peut trouver dans tous les organes des plantes, excepté dans la racine; il y a donc intérêt à connaître son origine première, non seulement dans la tige, mais encore dans la feuille. En outre il importe de savoir comment et aux dépens de quels éléments le liber interne s'organise entre les racines et la tige et comment il apparaît dans les cotylédons épigés.

Le passage de la racine à la tige a été déjà étudié par M. Gérard dans certaines familles qui présentent le double liber, et cet auteur est arrivé à des conclusions qu'on ne peut accepter *a priori* sans réserves, car elles établissent entre le liber externe et le liber interne une dépendance absolue qui, si elle était admise définitivement, serait un argument précieux pour la bicollatéralité des faisceaux.

Voici, d'après M. Gérard, la façon très simple d'après laquelle le liber interne se forme au niveau du collet dans les familles des Cucurbitacés et des Solanées.

Dans les Cucurbitacées la racine présente le type quatre. « La structure du cylindre central s'altère dès la base du renflement radical à plus de un demi centimètre du changement d'épiderme ; les faisceaux vasculaires sont les premiers éléments qui entrent en mouvement — ils se comportent comme dans *Phaseolus multiflorus* — mais l'orientation centrifuge du bois s'observe à la hauteur du changement d'épiderme. « Aussitôt après la superposition du bois, les faisceaux libériens diminuent de volume et se ramassent sur eux-mêmes; les deux masses ligneuses opposées deviennent confluentes, puis se confondent. Les quatre faisceaux dont nous venons de voir l'origine se divisent en segments bientôt séparés par

(1) R. Gérard, *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (Ann. des sc. nat., 9e s., t. XI, 1881)

de larges rayons médullaires. Ces nouveaux faisceaux sont remarquables par le développement de leur liber qui déborde le bois. *La portion libérienne extrafasciculaire s'incline vers le bois et le recouvre latéralement, elle s'isole ensuite et s'achemine lentement vers la face interne du faisceau.* A peine a-t-elle atteint son but qu'elle se fixe, s'accroît notablement et donne au faisceau le facies particulier aux faisceaux conducteurs des Cucurbitacées. »

En résumé le liber interne n'est qu'une partie du liber externe qui s'est placée à la face interne du faisceau.

Il en serait de même dans les Solanées.

Ainsi dans *Datura Stramonium*, dit M. Gérard, les deux faisceaux vasculaires de la racine, entamés par le tissu conjonctif médullaire, s'opposent aux faisceaux libériens qui se sont divisés pour venir à leur rencontre. « Ces derniers abandonnent plusieurs petits faisceaux dans leur marche latérale ; parmi eux, certains restent appuyés contre le péricambium ; les autres s'enfoncent peu à peu dans la moelle et vont se placer en face des faisceaux vasculaires. Il en part d'abord quatre, correspondant chacun à un des demi-faisceaux vasculaires ; plus haut, quatre nouvelles masses latérales suivront les premières. En se fixant à la face interne des faisceaux libéroligneux, ils donneront aux faisceaux conducteurs la structure anormale qu'on leur connaît dans les Solanées. »

Il en est à peu près de même aussi dans *Atropa Belladona.*

Quoiqu'il ne puisse pas, à la rigueur, y avoir d'analogie entre ce qui se passe au niveau du collet et ce qu'on observe au sommet végétatif des plantes, il me semble que si le raccordement entre les deux libers était tel que l'affirme M. Gérard, il serait de nature à jeter un certain doute sur la précision des conclusions de M. Hérail. Si, en effet, les cellules médullaires jouissent dans la tige de la faculté d'évoluer de façon à donner du liber interne, pourquoi cette faculté cesserait-elle brusquement entre la tige et la racine,

c'est-à-dire dans une région où la moelle conserve une grande activité, prouvée par l'accroissement rapide du cylindre médullaire?

De nouvelles recherches s'imposaient à cet égard.

Le plan que j'ai adopté est celui qui s'offre tout naturellement à la suite des observations précédentes. J'ai étudié successivement le *passage de la racine à la tige* et les *cotylédons*, la *tige* et les *feuilles* des plantes possédant un double liber.

Pour la première partie de cette étude, je me suis adressé exclusivement aux plantes qui ont des cotylédons épigés et dans lesquelles la tige ne s'organise qu'au-dessus de l'insertion de ces organes, surtout afin de pouvoir en même temps étudier l'origine des éléments conducteurs des faisceaux des cotylédons.

Pour la seconde partie, j'ai pris le bourgeon terminal et le premier entre-nœud épicotylé, d'un côté, et d'un autre côté, les feuilles aux divers états de leur développement.

Afin de donner à mes recherches toute la précision possible, je me suis tout d'abord appliqué à l'emploi d'une méthode qui permette de suivre, pour ainsi dire pas à pas — surtout dans le passage de la racine à l'axe hypocotylé — les modifications successives qui se produisent dans les dispositions des éléments conducteurs du cylindre central, modifications qu'on ne peut observer nettement que par des coupes en séries.

La méthode de l'inclusion au collodion, découverte et perfectionnée par M. Mathias Duval, m'a paru, à cause de sa simplicité et de la rapidité de son emploi, particulièrement propre à remplir le but que je désirais atteindre.

Les indications précises données par M. Mathias Duval (1) marquent la marche générale des manipulations à effectuer et je n'ai que des modifications de détail à signaler.

Les jeunes plantes ou leurs fragments, après avoir été

(1) Mathias Duval, *Atlas d'embryogénie du poulet*. Paris, 1888.

déshydratés et imprégnés intérieurement et extérieurement de collodion à consistance sirupeuse, sont placés dans un verre de montre ou dans un cristallisoir remplis de collodion normal, placés eux-mêmes dans un cristallisoir plus grand contenant une légère couche d'alcool et recouvert d'une plaque de verre. Avec une couche d'alcool à 36°, le collodion acquiert l'apparence et la consistance du cartilage au bout de dix heures, mais avec les alcools plus concentrés, le même effet est obtenu en beaucoup moins de temps, en deux heures par exemple, avec de l'alcool à 80°.

On découpe alors le collodion en prismes autour des parties incluses et l'on peut conserver ces prismes — à la façon ordinaire et aussi longtemps qu'on le désire — dans le même alcool qui a servi à obtenir la consistance cherchée.

Il n'y a plus à craindre les déformations des objets inclus, et la transparence des préparations permet de diriger le rasoir dans tel ou tel sens suivant les besoins de l'opération ou suivant les courbures des jeunes plantes.

Ce travail est divisé en deux parties.

Dans la première partie j'expose le résultat de mes recherches : 1° sur l'origine du liber interne dans l'axe hypocotylé ; 2° sur l'origine du liber interne ou supérieur dans les cotylédons épigés.

La deuxième partie est consacrée à l'étude :

1° De l'origine du liber interne dans le bourgeon terminal;

2° De l'origine du liber interne ou supérieur dans les feuilles.

PREMIÈRE PARTIE

I. — PASSAGE DE LA RACINE A L'AXE HYPOCOTYLÉ.

Ainsi que le fait très justement remarquer M. Gérard (*loc. cit.*, p. 10), on peut diviser en deux époques l'histoire de nos

connaissances relatives au passage de la racine à la tige.

Dans la première époque, les travaux des botanistes sur ce point ont uniquement pour but de rechercher dans les caractères extérieurs de la racine et de la tige un criterium qui permette de distinguer l'endroit de l'axe où commence la tige et se termine la racine. A cette époque se rattachent les études de Lamark, d'Aug. Pyr. de Candolle, d'Aug. de Saint-Hilaire, de Mirbel, de A. Richard et de quelques autres botanistes. Les résultats de ces études sont discordants, mais en général ils ont pour objet d'établir que la racine et la tige sont séparés par le collet, c'est-à-dire « par une limite sans épaisseur, un véritable plan géométrique (1) ».

M. Clos (2) a inauguré la seconde époque en introduisant dans cette étude les caractères tirés de l'anatomie de la racine et de la tige. Pour ce savant botaniste, le collet n'est point un plan géométrique, mais une portion de l'axe comprise entre les cotylédons et la base de la racine marquée par les rangées symétriques et régulières des radicelles. Il diffère de la racine par l'absence des radicelles et de la tige par le manque de feuilles et de nœuds, de l'une et de l'autre par l'anatomie. Tout cela est parfaitement exact, mais il appartenait à M. Van Tieghem (3) de fixer d'une façon plus précise ces caractères anatomiques. Ses importantes études sur la racine et sur les canaux sécréteurs lui ont permis d'affirmer que la tige et la racine ne se succèdent pas brusquement et qu'il faut compter quatre temps dans le passage de l'un de ces organes à l'autre :

1° La rotation des faisceaux vasculaires qui de centripètes (racine) deviennent centrifuges (tige).

2° La superposition des faisceaux vasculaires aux faisceaux libériens (alternes dans la racine) ;

(1) Aug. de Saint-Hilaire, *Leçons de botanique*, 1840.

(2) Clos, *Du collet des plantes*, etc. (Ann. Sc. nat., 3e s., t. XIII, 1850).

(3) Ph. van Tieghem, *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires* (Comptes rendus, 1869, t. LXVIII, p. 153 et Ann. Sc. nat. bot., 5e s., t. XIII, 1870-71); *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. Sc. nat., 5e s., t. XVI, 1872) et *Deuxième mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* Ann. Sc. nat., 7e s., t. I, 1885).

3° La brusque interruption de la couche rhizogène en dehors des faisceaux libériens ;

4° La dilatation du cylindre central avec interposition du tissu conjonctif.

Comme ces phénomènes se produisent avec une grande variété suivant les plantes, on peut en outre dire que le passage de la racine à la tige — le collet interne, si l'on veut — ne peut recevoir une même définition pour tous les cas. Il n'en est pas de même pour le collet proprement dit ou collet externe, qui est en réalité un plan géométrique déterminé par le changement d'épiderme : c'est le plan qui passe par la cloison qui sépare la dernière cellule simple (épiderme de la tige) de la première cellule divisée (origine de la coiffe de la racine).

Les résultats de ces recherches sont devenus classiques et les travaux postérieurs de Mlle Dodel (1), de M. S. Goldsmith (2), et de M. Prillieux (3), n'ont apporté aucune modification essentielle aux conclusions générales de M. Van Tieghem.

M. Gérard (*loc. cit.*) a repris cette question pour en généraliser les résultats déjà acquis, et, après avoir passé en revue les principales familles de Dicotylédones, il a étendu ses recherches aux Monocotylédones et aux Cryptogames vasculaires qui avant lui n'avaient pas été étudiées à ce sujet. Les nombreuses plantes qui ont appelé son attention l'ont autorisé à affirmer que le collet plan géométrique n'existe pas, que le passage de la racine à la tige se présente avec les aspects les plus variés, en nombre incalculable, qu'il peut commencer dans la partie supérieure de la radicule et ne se terminer que dans le quatrième entre-nœud, etc.

J'ai déjà indiqué les conclusions de M. Gérard relatives à

(1) Dodel, *Der Uebergang der Dicotyledonen-Stengels in die Pfahl-Wurzel* (Jahrbücher für Win bot., t. VIII, 1872).
(2) S. Goldsmith, *Thèse inaugurale*, Zurich, 1876.
(3) Prillieux, *Bull. Soc. bot. de France*, 1877, 6 juillet.

l'origine du liber interne entre la racine et la tige; ainsi qu'on le verra dans les pages suivantes, mes observations sont souvent en contradiction avec celles de ce botaniste dans l'étude des plantes d'une même famille. Aussi ai-je été obligé d'entrer dans des détails qui s'écartent un peu de la question de l'origine du liber interne dans l'axe hypocotylé; mais j'ai été aussi bref que possible dans l'exposition de ces détails, et je me suis efforcé de n'en dire que ce qui était nécessaire pour ma démonstration.

Afin d'éviter tout malentendu et pour établir les comparaisons, il importe d'étudier les axes hypocotylés au même stade de leur évolution apparente. J'ai choisi de préférence à tout autre le moment où les cotylédons sont verdis et étalés, parce qu'à ce moment on ne trouve dans l'axe hypocotylé que des formations primaires.

CUCURBITACÉES.

Les racines des Cucurbitacées ont été étudiées par M. Van Tieghem (1) spécialement dans *Cucurbita maxima* et le passage de la racine à la tige dans cette famille a fait l'objet des recherches de M. Gérard (*loc. cit.*, p. 85), qui a pris pour types *Cucumis melo* et *Cucurbita maxima*.

Pour ce qui est de ce dernier point, je rappellerai que M. Gérard semble faire dériver les huit faisceaux de la tige des quatre faisceaux radiculaires et le liber interne de chacun de ces faisceaux de « la portion libérienne extra-fasciculaire, inclinée d'abord vers le bois, puis isolée du reste du liber externe et enfin placée à la face interne des faisceaux. »

Les résultats de mes recherches sont tellement en désaccord avec ceux que je viens de rappeler, que je crois devoir entrer dans quelques détails à ce sujet.

Mes observations ont porté spécialement sur quelques espèces des genres *Cucurbita*, *Cucumis* et *Luffa*. Sans vou-

(1) Ph. van Tieghem, *Symétrie de structure des plantes* (loc. cit.), p. 212.

loir nullement prétendre à une généralisation prématurée, je m'attacherai plus particulièrement à décrire le passage de la racine à l'axe hypocotylé dans *Cucurbita maxima*, qui m'a fourni de nombreux embryons à tous les stades du développement.

La racine de cette plante présente le type quatre dans la disposition de ses éléments conducteurs : quatre faisceaux ligneux, non unis au centre de l'axe radiculaire, alternent régulièrement avec quatre faisceaux libériens.

Elle donne naissance à quatre séries régulières de radicelles qui finissent brusquement à 4-5 millimètres du talon qui est très développé. C'est dans cet espace relativement très court, compris entre le talon et les premières radicelles, que s'opère le passage de la racine non à la tige, mais à l'axe hypocotylé. Cet axe hypocotylé présente six faisceaux libéro-ligneux à double liber largement espacés les uns des autres par du parenchyme conjonctif ; ces six faisceaux passent tout entiers dans les cotylédons et la tige ne s'organise qu'à partir de l'insertion de ces organes.

L'accroissement du parenchyme conjonctif central a pour effet de sectionner les quatre faisceaux ligneux radiculaires chacun en deux moitiés symétriques qui s'écartent de plus en plus l'une de l'autre et qui présentent rapidement la disposition indiquée dans la figure 1. Aucune modification ne s'observe dans le liber qui reste à la même place. L'écartement des huit demi-faisceaux ligneux s'accentue, puis par une division très rapide du parenchyme conjonctif situé entre les deux branches de chaque faisceau ligneux primitif, les huit demi-faisceaux s'unissent deux à deux par leurs vaisseaux les plus jeunes. L'axe présente dès lors quatre faisceaux ligneux disposés en arc et chaque faisceau résulte de l'union des deux moitiés voisines de deux faisceaux radiculaires. Ces quatre faisceaux occupent, par conséquent, dans l'axe, les intervalles qui séparaient les quatre faisceaux radiculaires, ainsi qu'il résulte de la comparaison des deux figures 1 et 2.

Cette dernière figure, qui représente une des sections transversales faites vers la moitié de l'espace qui sépare les premières radicelles du talon, est encore intéressante à plus d'un titre. Elle montre tout d'abord l'accroissement relativement énorme dont le liber primitif a été le siège pendant la transformation précédente des faisceaux ligneux. Cet accroissement a fait disparaître vers l'écorce toute trace du péricycle et de l'endoderme, mais on retrouve ces deux tissus avec leurs caractères précédents dans l'intervalle qui sépare les faisceaux conducteurs. En outre on voit qu'il n'y a aucune communication directe entre le liber externe et le futur liber interne, qui n'est encore indiqué à la partie interne des faisceaux ligneux que par les cloisonnements successifs dont le parenchyme conjonctif interne est le siège au voisinage immédiat de ces faisceaux.

Comment vont se constituer les six faisceaux libéroligneux destinés aux cotylédons et qui sont déjà entièrement organisés au niveau du talon? J'avoue avoir été étrangement surpris par les faits que je vais exposer et qui, en raison même de leur singularité, m'ont obligé à les vérifier sur plus d'un échantillon, ce qui me permet de les croire absolument vrais.

Le talon commence à apparaître à ce niveau par un accroissement exagéré et asymétrique du parenchyme cortical, et la disposition des faisceaux par rapport à l'ensemble de l'axe hypocotylé est celle que représente la figure 3 ; on voit qu'à partir de ce moment cette portion de l'axe hypocotylé est symétrique par rapport au plan *ab*.

Les quatre faisceaux se comportent, dès le début de l'exagération asymétrique du parenchyme cortical, d'une façon très différente suivant qu'ils appartiennent à l'une ou à l'autre des deux moitiés en lesquelles l'axe hypocotylé se divise. Deux d'entre eux ne subissent aucune modification; les deux autres, opposés à ceux-là mais situés du même côté du plan *ab*, ne tardent pas à se scinder de nouveau chacun en deux parties inégales. Cette scission est due aux cloison-

nements locaux de quelques cellules du parenchyme situées au voisinage des éléments ligneux et dont j'ai signalé déjà la grande activité. Dès lors on trouve dans l'axe hypocotylé six faisceaux libéroligneux se décomposant : 1° en deux faisceaux égaux déjà constitués au stade précédent, et 2° en quatre faisceaux inégaux entre eux et avec les précédents, situés tous les quatre du même côté du plan *ab* (fig. 4). Ces derniers faisceaux augmentent rapidement le nombre de leurs éléments respectifs, et comme cette augmentation est plus rapide dans les petits que dans les grands, les six faisceaux constitutifs de l'axe hypocotylé ont des dimensions à peu près égales au moment où l'on passe du cylindre cortical inégal par la présence du talon au cylindre cortical parfaitement symétrique par rapport à l'axe général.

Dès lors le cylindre central est redevenu symétrique par rapport à l'axe qui passe par son centre, ce qui est entièrement dû aux cloisonnements locaux dont l'organisation des quatre nouveaux faisceaux libéroligneux est la cause.

Les six faisceaux libéroligneux à double liber dont nous venons de voir l'origine dans cette plante ne se modifient plus dans toute la longueur de l'axe hypocotylé qui les sépare du point d'insertion des cotylédons dans lesquels ils se rendent. Ce n'est qu'au delà de l'émergence de ces organes que la structure définitive se constituera : en ne considérant que ce détail, on voit combien la description du passage de la racine à la tige que je viens de donner diffère de celle qui a été le résultat des observations de M. Gérard.

Cette description a en outre un intérêt spécial au point de vue de l'origine du liber interne. M. Hérail, qui a attaqué vivement la théorie des faisceaux bicollatéraux de de Bary et qui, le premier, a attribué une origine médullaire au liber interne, excepte de son hypothèse la famille des Cucurbitacées qui lui paraît présenter une bicollatéralité primitive. Les recherches de M. Gérard lui donnent raison puisque le liber interne s'organise à la partie interne du faisceau aux dépens du liber latéral.

Il n'en est rien cependant, car, malgré la rapidité apparente de l'apparition du liber interne au niveau du talon, il résulte de mes observations qu'il n'y a primitivement aucune communication entre les deux libers, qui ont deux origines absolument différentes. En effet, le liber externe de l'axe hypocotylé dérive de l'accroissement du liber de la racine, tandis que le liber interne a son origine dans les cloisonnements dont le parenchyme conjonctif central est le siège au voisinage immédiat des éléments du faisceau ligneux. Il est donc de formation nettement postérieure à la formation du liber externe. Comme on le verra dans la suite de ce travail, l'origine des faisceaux bicollatéraux de la tige montre également que dans ces faisceaux le liber interne ne se forme réellement qu'après les autres éléments du bois et du liber externe, si rapide que soit sa formation. Le même fait se retrouve d'ailleurs aussi dans l'étude de l'origine des faisceaux foliaires, et il est permis d'en déduire l'indépendance primitive des deux libers.

J'ai étudié, spécialement au point de vue de l'origine du liber interne, d'autres plantes de cette famille appartenant à différentes espèces des genres Cucurbita, Cucumis et Luffa et je suis arrivé partout aux mêmes conclusions.

Le passage de la racine à l'axe hypocotylé nécessitant une étude très attentive et très longue de ces deux parties de la plante en germination, je n'ai pu à mon grand regret vérifier partout les faits observés dans *Cucurbita maxima*. Cependant le genre *Luffa* a appelé mon attention à ce sujet et, dans *L. leucantha*, je suis arrivé aux mêmes conclusions relativement à l'origine des faisceaux cotylédonnaires.

Mais pour observer le passage de la racine à l'axe hypocotylé dans cette plante, il faut s'adresser à des échantillons très jeunes, car dans les échantillons qui présentent les cotylédons encore renfermés dans les valves que forme le tégument, les formations secondaires qui sont très actives masquent en partie les phénomènes successifs de scission et de confluence des faisceaux ligneux. Cependant, je puis affir-

mer que les six faisceaux à double liber qu'on trouve dans l'axe hypocotylé au-dessus du talon viennent des quatre faisceaux radiculaires primitifs par le même mode que dans *Cucurbita maxima*. Comme dans cette dernière plante aussi, les faisceaux radiculaires sont d'abord scindés puis réunis en quatre nouveaux faisceaux dont la position est alterne avec la position des faisceaux précédents et la confluence se fait par le même procédé. En outre, au moment où l'asymétrie par rapport à un axe central commence à apparaître, deux des faisceaux nouvellement formés, situés du même côté du plan qui détermine la nouvelle symétrie, se scindent pour constituer bientôt quatre faisceaux qui ne tardent pas à acquérir les caractères et les dimensions des deux faisceaux restés indivis.

Quant à l'origine du liber interne des faisceaux de l'axe hypocotylé, elle est la même dans toutes les plantes que j'ai étudiées dans cette famille : ce tissu se constitue partout aux dépens du parenchyme médullaire et par le même procédé que dans *C. maxima*.

SOLANÉES.

Le passage de la racine à la tige a été observé par M. Gérard (*loc. cit.*, p. 103 et 104) surtout dans deux plantes de cette famille : *Datura Stramonium* et *Atropa Belladona*.

Je rappelle que, d'après cet auteur, les deux faisceaux vasculaires de la racine, entamés par le tissu conjonctif médullaire, s'opposent aux faisceaux libériens qui se sont divisés pour aller à leur rencontre. Ces derniers faisceaux abandonnent quelques petits groupes libériens, parmi lesquels il en est qui s'enfoncent dans la moelle pour aller se placer en définitive en face des faisceaux ligneux et donner enfin à la tige la structure anormale qu'on lui connaît.

Les faits exposés par M. Gérard sont exacts, sauf en ce qui concerne l'origine du liber interne.

J'ai étudié un certain nombre de plantes de cette famille et il y a, entre les espèces de genres fort différents, une telle

analogie dans les changements successifs qu'on observe dans la disposition des éléments conducteurs du cylindre central, qu'un seul exemple peut suffire pour l'indication de ces changements, du moins dans leurs traits généraux.

Prenons pour type : *Solanum nigrum*.

La racine de cette plante est binaire.

Les deux faisceaux ligneux sont composés au début par une seule série de vaisseaux dont les plus âgés et les plus étroits sont appliqués immédiatement contre la couche rhizogène, tandis que les plus jeunes et les plus larges se rencontrent au centre du cylindre radiculaire.

Les deux groupes libériens, largement étalés, touchent au péricycle par leur partie externe et sont séparés, de tous côtés, des faisceaux ligneux par plusieurs assises de cellules appartenant au parenchyme conjonctif.

Le diamètre de la jeune racine s'accroît progressivement, mais, jusqu'au voisinage du changement d'épiderme, on n'observe dans le cylindre central d'autres modifications que la formation de nouveaux vaisseaux ligneux qui, par leur adjonction aux éléments déjà différenciés, ont pour effet de transformer l'unique série ligneuse primitive en un massif ligneux commençant, de chaque côté du péricycle, par une trachée primitive et se terminant, au centre du cylindre, par un groupe de grands vaisseaux. L'ensemble des éléments ligneux présente, par conséquent, à ce stade, la forme d'un fuseau allant d'un côté de la couche rhizogène au côté opposé.

Au niveau du changement d'épiderme, l'activité du parenchyme conjonctif central se manifeste par l'apparition de nouvelles cellules qui ont pour effet immédiat d'isoler du reste du groupe ligneux les trachées primitives, lesquelles restent constamment accolées à la couche rhizogène. C'est ce stade que représente la figure 5, dans laquelle la masse irrégulière formée par le groupe ligneux est séparée des trachées primitives par quelques cellules parenchymateuses. On peut observer aussi dans cette même figure que le liber n'a encore subi aucune modification.

L'activité du parenchyme conjonctif central grandit rapidement à partir de ce stade, ce qui a pour effet d'augmenter notablement le diamètre de l'axe hypocotylé, dans lequel on se trouve dorénavant.

L'accroissement du parenchyme central, résultant des cloisonnements répétés dont ses cellules sont le siège, a pour résultat de découper en deux portions à peu près égales le groupe ligneux resté au centre du cylindre. Ces deux portions sont de plus en plus rejetées vers l'extérieur, elles s'étalent à mesure, et bientôt le système ligneux est représenté :

1° Par les trachées primitives qui sont toujours restées à la même place, contre la couche rhizogène.

2° Par quatre arcs ligneux à orientation tangentielle qui proviennent du groupe ligneux radiculaire central, scindé en deux d'abord, puis en quatre portions. Chacun de ces arcs est constitué par quatre ou cinq vaisseaux dont les plus âgés sont les plus rapprochés des trachées primitives.

La moelle s'est constituée très rapidement, et elle communique largement avec le parenchyme conjonctif intra-ligneux dont l'activité, localisée au voisinage et vers le milieu de chacun des deux groupes ligneux, a pour effet de scinder ces groupes en deux moitiés.

Ces diverses modifications dans les dispositions relatives des éléments constitutifs des faisceaux conducteurs sont représentées et résumées dans la figure 6.

Mais cette figure est, en outre, intéressante au point de vue de l'origine du liber interne.

On a vu que, pour M. Gérard, ce tissu n'est qu'une partie du liber externe. Cette assertion serait aisée à confirmer, si elle était exacte, par des coupes en série faites entre la région de l'axe hypocotylé, qui est dépourvue de liber interne, et la région de cet axe où ce liber interne commence à se montrer. C'est précisément la méthode que j'ai suivie, et ici, comme dans toutes les autres Solanées étudiées à ce point de vue, je n'ai jamais observé d'éléments libériens se diri-

geant du liber externe vers le centre du cylindre. Au contraire, le liber interne se forme à la place où on le trouve; il procède du cloisonnement d'une cellule du parenchyme médullaire, formant ainsi tout d'abord un petit groupe inclus dans la cellule mère, s'augmentant ensuite par les cloisonnements d'une ou de plusieurs cellules médullaires voisines.

La figure 7 représente une portion de l'axe hypocotylé dans laquelle on commence à observer les cloisonnements que je viens de signaler. Une cellule médullaire s'est déjà divisée en cinq cellules inégales, dont une centrale, mais elle a conservé ses dimensions et ses contours primitifs.

Le nombre des groupes libériens varie d'un point à un autre, car il arrive que le cloisonnement ultérieur des cellules médullaires séparant deux groupes libériens primitifs a pour effet de réunir ces deux groupes en un seul; mais, à aucun niveau, je n'ai pu observer des relations immédiates entre les groupes du liber interne et les groupes du liber externe.

Ces faisceaux passent en cet état et tout entiers dans les cotylédons, et la tige ne s'organise qu'au-dessus de ces organes.

Les observations qui précèdent, relatives au passage de la racine à la tige et à l'origine du liber interne dans *Solanum nigrum*, s'appliquent, dans ce qu'elles ont de général, à toutes les Solanées que j'ai étudiées à cet égard (Datura, Atropa, Hyoscyamus, Nicotiana, etc.).

NOLANÉES.

Le passage de la racine à la tige dans cette famille présente à peu près entièrement les mêmes phénomènes que dans les Solanées, ainsi qu'il résulte des observations suivantes faites dans *Nolana prostrata*.

La racine de cette plante est grêle; elle présente le type binaire.

Les faisceaux ligneux se rejoignent au centre : ils sont formés par une série de vaisseaux, et leurs trachées primi-

tives sont directement accolées à la couche rhizogène.

Les deux groupes libériens sont également adjacents à cette couche par leur bord externe; largement étalés dans les espaces interfasciculaires ligneux, ils sont pourtant séparés du bois de tous côtés par plusieurs assises de cellules du parenchyme conjonctif central.

Au niveau de l'épaississement de la racine, on n'observe aucun changement dans les groupes libériens, mais les faisceaux ligneux forment au centre du cylindre un massif vasculaire dont les éléments sont placés à peu près symétriquement à droite et à gauche de la série ligneuse primitive.

La moelle se forme assez tardivement et à une assez grande hauteur dans l'axe hypocotylé, au-dessus du changement d'épiderme. Elle débute par quelques cellules qui apparaissent au centre du massif ligneux. L'augmentation de ces cellules médullaires a pour effet de disposer d'abord les éléments ligneux en un anneau comprenant en épaisseur deux ou trois vaisseaux. Les trachées primitives de la racine disparaissent bientôt, écrasées par l'accroissement du parenchyme voisin; le reste de l'anneau ligneux, repoussé peu à peu vers l'extérieur par la multiplication des cellules médullaires, se rapproche davantage des groupes libériens auxquels il ne s'accole jamais.

Les quelques cellules du parenchyme conjonctif qui le séparent de ces derniers sont au même moment le siège de quelques cloisonnements qui ont pour résultat la formation d'une sorte de cambium transitoire qui donne vers l'intérieur quelques nouveaux vaisseaux, deux ou trois tout au plus.

Le parenchyme conjonctif qui sépare les uns des autres les petits groupes libériens formant le liber radiculaire écarte, par des cloisonnements répétés de ses cellules, ces groupes les uns des autres en les étalant davantage.

En même temps l'anneau ligneux est rompu en deux moitiés par l'accroissement latéral de la moelle, puis chaque moitié est scindée par un mécanisme analogue, et ainsi se

sont constitués les faisceaux destinés aux cotylédons, non pas en totalité, mais en ce qui concerne les éléments empruntés au système conducteur de la racine.

A ce stade, la moelle communique par de larges rayons médullaires avec le parenchyme conjonctif externe, mais, pas plus à ce niveau qu'aux niveaux inférieurs, le liber externe n'envoie aucun élément vers le centre du cylindre par ces espaces de communication. Ici, en effet, comme dans les Solanées, le liber interne se développe tout entier dans la moelle et par le même procédé. Il est déjà très développé à quelques millimètres au-dessous de l'insertion des cotylédons, et il se compose de plusieurs groupes disposés de façon assez irrégulière, les uns avoisinant les éléments ligneux, les autres placés plus profondément dans la moelle.

J'ai représenté dans la figure 8 une portion du cylindre central de l'axe hypocotylé prise dans l'une des sections faites au voisinage de l'insertion des cotylédons : on voit que dans cette préparation le liber interne est situé en grande partie assez profondément dans la moelle.

La structure de la tige ne s'observe qu'au-dessus des cotylédons et les faisceaux cotylédonnaires, à partir de ce niveau, s'incurvent vers l'écorce pour entrer, dans ces organes, à peu près dans le même état.

CESTRINÉES.

J'ai étudié le passage de la racine à l'axe hypocotylé dans *Cestrum Parqui*.

La racine de cette plante appartient au type deux.

Les faisceaux ligneux forment une seule série sans interposition de moelle et allant d'un côté de la couche rhizogène au côté opposé.

Les groupes libériens sont peu nombreux et relativement peu développés, accolés au bord interne de la couche rhizogène.

Vers le milieu de l'axe hypocotylé, on observe que les éléments conducteurs ligneux forment deux arcs opposés, acco-

lés chacun à la couche rhizogène par la trachée primitive radiculaire. Les faisceaux ligneux, scindés chacun en deux moitiés, se sont rapprochés de la partie externe de ces arcs.

Les changements de disposition se sont effectués d'après le mode que j'ai décrit déjà dans des cas analogues par le tassement des faisceaux ligneux, leur scission en V et l'écartement des branches, et par la scission des faisceaux libériens. Rien de particulier à cet égard.

Mais ce qui est tout à fait spécial à cette plante qui, en somme, appartient à une famille qui est proche parente des Solanées et des Nolanées, c'est l'absence de liber interne jusqu'au voisinage de l'insertion des cotylédons. Et même à ce niveau, n'observe-t-on dans les axes hypocotylés portant des cotylédons complètement étalés que des cloisonnements peu nombreux dans les cellules médullaires situées à la partie interne des arcs ligneux, cloisonnements qui, nous l'avons vu, sont le point de départ de la formation du liber interne.

A un stade plus âgé, le liber interne se rencontre dans l'axe hypocotylé, mais son apparition tardive devait être signalée et opposée à l'apparition hâtive du même tissu dans les Solanées et les Nolanées.

CONVOLVULACÉES.

M. Van Tieghem a étudié la structure de la racine de *Convolvulus tricolor* (*loc. cit.*, page 246), mais le passage de la racine à la tige n'a été observé que dans une seule plante de cette famille (*Ipomea purpurea*) par M. Gérard.

A cause de certaines particularités que présente ce passage dans *C. tricolor*, j'ai étudié aussi à ce point de vue *Ipomea leucantha*, n'ayant pu me procurer à temps des graines d'*Ip. purpurea.*

1° *Convolvulus tricolor*. — La racine de cette plante appartient au type quatre.

Chaque faisceau ligneux présente une série de vaisseaux au nombre de six ou sept, et les trachées primitives sont directement adossées à la couche rhizogène.

Les quatre groupes ligneux sont séparés les uns des autres par de larges rayons de parenchyme conjonctif au delà desquels on trouve autant de groupes libériens accolés aussi à la couche rhizogène par leur bord externe.

C'est à cet état qu'on observe les éléments conducteurs au niveau de l'épaississement du cylindre central qui correspond au changement d'épiderme.

Mais dès qu'on arrive dans l'axe hypocotylé — qui est très long et à peu près de même épaisseur jusqu'au voisinage de l'insertion des cotylédons — des modifications singulières s'observent tant dans les groupes ligneux que dans les groupes libériens par l'adjonction de nouveaux petits faisceaux ligneux qui se développent sur place.

Pour faciliter la description de ces modifications, qu'on veuille se reporter aux figures 9, 10, 11 qui représentent des sections faites à différents niveaux de la portion inférieure de l'axe hypocotylé.

Les quatre faisceaux ligneux de la racine ne subissent d'autres changements que l'adjonction de nouveaux vaisseaux à leur extrémité médullaire.

Mais, à droite et à gauche de l'un de ces faisceaux, on voit apparaître deux groupes ligneux formés chacun d'une, puis de deux ou trois trachées différenciées, à la partie interne des deux groupes libériens correspondants, aux dépens des cellules du parenchyme conjonctif interfasciculaire.

Cette formation rend le cylindre central asymétrique, et ce cylindre central comprend, en outre des quatre faisceaux ligneux radiculaires, les deux faisceaux qui viennent de se constituer, plus quatre groupes libériens qui n'ont pas encore subi de modifications.

L'apparition de ces deux petits faisceaux est le signal de la scission des groupes libériens primitifs, scission qui est produite par les cloisonnements locaux de quelques cellules du parenchyme conjonctif interfasciculaire.

Les choses restent en cet état jusqu'à 1 centimètre environ de l'insertion des cotylédons.

A ce niveau, les deux nouveaux faisceaux et les deux faisceaux perpendiculaires à la direction du plan *ab* voient leurs éléments internes rejetés progressivement vers l'extérieur, par suite d'un accroissement local du parenchyme conjonctif qui les sépare : ils s'étalent par conséquent en sens inverse en tournant les uns vers les autres leurs éléments les plus âgés. Quand les quatre faisceaux en mouvement ont pris une direction presque tangentielle, les deux faisceaux nés dans l'axe hypocotylé se rapprochent peu à peu des faisceaux radiculaires correspondants, qui font aussi une portion du trajet et enfin s'unissent à eux.

Comme il n'y a encore aucun changement dans la disposition des faisceaux ligneux coupés par le plan *ab*, on voit qu'à ce stade le cylindre hypocotylé comprend :

1° Les deux faisceaux radiculaires, qui ont conservé leur orientation centripète.

2° Deux V ligneux alternes avec eux, qui résultent chacun de l'union d'un faisceau radiculaire et d'un faisceau propre à l'axe hypocotylé.

3° Huit groupes libériens, résultant de la scission des quatre groupes libériens radiculaires.

Au voisinage de l'insertion des cotylédons, les deux V ligneux sont devenus nettement tangentiels, les groupes libériens correspondants se sont placés à leur partie externe. Ainsi se sont constitués les faisceaux libéro-ligneux destinés aux cotylédons, mais, en outre, le liber interne s'est formé dans l'angle du V à la suite de cloisonnements dont les cellules du parenchyme central situées dans cet angle sont le siège.

Ces faisceaux s'incurvent alors vers l'écorce et passent en cet état dans les organes auxquels ils sont destinés.

Mais pendant que ces changements s'opéraient dans le cylindre central pour la constitution des faisceaux cotylédonnaires, les faisceaux ligneux restants se sont d'abord tassés sur eux-mêmes en T, puis scindés chacun en deux moitiés par pénétration du parenchyme conjonctif entre

leurs éléments. Ils prennent ensuite la disposition d'un V, en même temps que les deux groupes libériens se rapprochent d'eux. Dans l'angle du V se forment bientôt de petits groupes libériens par le procédé qui a donné naissance au liber interne des faisceaux cotylédonnaires.

Ces deux nouveaux faisceaux à double liber ressemblent donc entièrement aux faisceaux cotylédonnaires qui sortent de la tige, mais on voit qu'ils n'ont nullement la même origine. Ils sont destinés aux premières feuilles de la plante, car la tige ne s'organise qu'au-dessus de l'insertion des cotylédons.

En outre de la formation anormale des faisceaux cotylédonnaires — formation qui ne s'est présentée dans aucune des plantes que j'ai étudiées — cet exemple a un grand intérêt en raison de l'époque tardive à laquelle apparaît le liber interne. Ainsi qu'on a pu le remarquer, ce tissu ne commence à se constituer que dans le voisinage de l'insertion des cotylédons. J'aurai à revenir sur ce point.

Au reste, ici, comme dans les familles précédentes, on ne peut douter que le liber interne est entièrement indépendant du liber externe et qu'il est d'origine médullaire.

2° *Ipomea leucantha.* — La racine de cette plante appartient au type quatre comme celle de *C. tricolor*.

Les faisceaux ligneux ne se rejoignent pas au centre, où l'on trouve une moelle peu épaisse dans la racine, mais très développée au point où cet organe s'élargit. Ces faisceaux sont un peu tassés sur eux-mêmes; leurs trachées primitives se trouvent accolées à la couche rhizogène.

Quant au liber, il forme, dans les espaces interfasciculaires, une bande d'épaisseur uniforme allant jusqu'au voisinage des trachées primitives, et il est constitué par de petits groupes criblés séparés les uns des autres par une ou deux cellules de parenchyme.

L'accroissement presque subit de la moelle a pour effet de tasser davantage, puis de scinder les faisceaux ligneux qui sont bientôt disposés en autant de V, dont l'ouverture regarde

la moelle. Les deux branches du V sont de plus en plus écartées par les cloisonnements actifs des cellules du parenchyme conjonctif qu'elles emprisonnent, mais les trachées primitives restent toujours à la même place.

A un stade un peu plus avancé ces trachées primitives ne sont plus contiguës aux branches du V ligneux et ces branches forment autant d'arcs ligneux à peu près parallèles à la couche rhizogène.

On n'observe aucun changement dans la disposition des groupes libériens si ce n'est une multiplication plus active de leurs éléments situés au voisinage des trachées primitives. Lorsqu'on arrive à environ 1 centimètre de l'insertion des cotylédons sur l'axe hypocotylé, cet axe très élargi présente, en outre des quatre groupes libériens, huit faisceaux ligneux situés à droite et à gauche des quatre trachées primitives qui sont très écrasées par l'accroissement des cellules adjacentes. L'axe hypocotylé présente au dehors deux sillons symétriques correspondant chacun à un cotylédon.

Un peu plus haut les groupes ligneux alternent avec ces sillons, s'infléchissent légèrement vers l'écorce, mais en même temps les groupes ligneux restés au voisinage des sillons sont écartés de leurs trachées primitives correspondantes et bientôt ils se joignent aux autres par un trajet oblique pour former avec eux les faisceaux libéro-ligneux cotylédonnaires. Les trachées primitives ont complètement disparu au point où les cotylédons se détachent.

Tel est, en résumé, le passage de la racine à l'axe hypocotylé dans cette plante. La figure 12 complète suffisamment la description que j'ai donnée pour que je n'aie pas à insister autrement sur ces phénomènes.

Ainsi qu'il résulte de l'examen de cette figure et des faits que j'ai observés, les faisceaux cotylédonnaires se détachent de l'axe hypocotylé sans présenter la moindre trace de liber interne.

C'est un point très curieux de l'origine de ce tissu que de constater dans deux plantes appartenant à la même famille

une différence aussi nette. Mais cette différence s'atténue lorsqu'on considère que le liber interne n'apparaît que très tardivement dans l'axe hypocotylé de *Convolvulus tricolor* et à un niveau où il est déjà très développé et parfaitement différencié dans les Solanées, pour ne citer que cet exemple.

ŒNOTHÉRACÉES.

D'après M. Gérard (*loc. cit.* p. 87) la racine d'*Œnothera biennis* présente le type trois : deux des faisceaux vasculaires sont opposés; le troisième, beaucoup moins développé, est perpendiculaire à la direction des deux autres et ne se réunit pas à eux. Ce dernier est propre à la racine et disparaît avec le changement d'épiderme.

J'ai étudié la racine et le passage de cet organe à l'axe hypocotylé dans la même plante et j'ai trouvé tout d'abord que la racine appartient nettement au type deux.

En effet, le cylindre central d'une racine très jeune d'*Œ. biennis* est constitué au point de vue de ses éléments conducteurs (fig. 13) :

1° Par cinq trachées disposées en ligne droite et réunies au centre du cylindre.

2° Par deux groupes libériens très peu différenciés formant angle droit avec la série ligneuse.

Les deux faisceaux ligneux débutent chacun par une trachée excessivement étroite qui se forme contre la couche rhizogène; une seconde trachée se développe de chaque côté à l'intérieur de la première et enfin une trachée impaire, plus large que les précédentes, se différencie dans l'espace resté libre entre les deux petits faisceaux ligneux.

Cette disposition des éléments conducteurs persiste jusqu'au voisinage du collet où l'on observe les modifications qui font passer la racine du type deux au type trois. C'est sans doute à ce niveau que commencent les observations de M. Gérard.

La première modification est l'adjonction à la série ligneuse primitive d'un nouveau vaisseau qui se forme aux

dépens de la série longitudinale des cellules du parenchyme conjonctif immédiatement accolées d'un côté à la trachée centrale. Ce vaisseau de nouvelle formation est la première indication du troisième groupe ligneux observé par M. Gérard. Au même moment les cellules du parenchyme conjonctif situées entre ce vaisseau et le groupe libérien opposé se cloisonnent activement, ce qui a pour effet de scinder ce groupe libérien en deux moitiés, de telle sorte qu'à ce stade le cylindre central possède trois faisceaux libériens.

De nouveaux vaisseaux se forment dans le parenchyme conjonctif, toujours en direction centrifuge, d'abord à côté de l'élément qui vient de se constituer, puis du côté opposé, ce qui détermine l'accroissement du parenchyme conjonctif de ce dernier côté et la scission du groupe libérien. A ce stade, ainsi qu'on le voit, la racine appartient au type quatre, mais ce n'est là qu'un état transitoire, car les deux faisceaux ligneux primitifs, pressés par l'accroissement du parenchyme conjonctif voisin, s'écartent d'abord de la série ligneuse de seconde formation et enfin disparaissent complètement dans l'axe hypocotylé.

M. Gérard pense avec raison, et contrairement à l'assertion de M[lle] Goldschmith, que, des trois faisceaux ligneux constatés dans la racine au voisinage du collet, deux sont propres à la racine tandis que le troisième est destiné aux cotylédons.

La disparition des deux faisceaux ligneux primitifs dès le commencement de l'axe hypocotylé met la première hypothèse en dehors de toute contestation. Nous allons vérifier que la seconde hypothèse est tout aussi exacte.

Voici, en effet, ce que l'on observe dans l'axe hypocotylé à mesure qu'on se rapproche de l'insertion des cotylédons.

Les vaisseaux ligneux restant dans l'axe après la disparition des faisceaux radiculaires forment d'abord une seule rangée, sans moelle interposée, dont les éléments augmentent progressivement en nombre, puis un groupe irrégulier affectant la forme d'un cylindre. Mais bientôt le parenchyme con-

jonctif se développe activement — ce qui correspond à un accroissement extérieur de l'axe hypocotylé — et les nouvelles cellules qui en sont le résultat s'introduisent entre les vaisseaux de ce cylindre ligneux qui se trouve ainsi entamé en différents points. Une moelle, d'abord réduite à deux ou trois cellules, se forme par ce procédé, puis, par son accroissement rapide, elle rejette vers l'extérieur les éléments ligneux qui se disposent en deux arcs très irréguliers opposés l'un à l'autre.

C'est ce stade que représente la figure 14.

A un stade plus avancé — indiqué dans la figure 15, — les éléments de ces arcs ont pris un arrangement régulier en séries étroites séparées par une ou deux cellules de parenchyme ; chaque série comprend deux ou trois vaisseaux et l'on voit que les plus petits et par conséquent les plus âgés occupent la partie externe de chaque série.

Il est à remarquer que le cylindre ligneux observé plus bas a été scindé en deux moitiés dans le plan des faisceaux ligneux radiculaires, ce qui a eu pour effet d'opposer chacune des deux portions à ces deux groupes libériens qui résultent de la scission des faisceaux libériens radiculaires.

Ces groupes libériens ne sont pas restés inactifs pendant que s'opéraient les changements que nous venons d'observer dans le cylindre ligneux et le parenchyme conjonctif ; ils ont augmenté rapidement le nombre de leurs éléments et en outre le parenchyme situé à leur face interne s'est cloisonné activement pour donner l'importante couche de cambium qui les sépare des faisceaux ligneux correspondants.

Les faisceaux ligneux ainsi constitués passent sans changement notable et tout entiers dans les cotylédons, et la structure de la tige ne s'organise qu'au delà de l'insertion de ces organes.

Le liber interne est totalement absent dans l'axe hypocotylé de cette plante.

En raison des particularités que présentent la racine et le passage de la racine à l'axe hypocotylé dans *Œnothera bien-*

nis, j'ai cru devoir étudier une autre plante de cette famille et j'ai pris pour type *Fuchsia corymbiflora*.

M. Gérard avait remarqué que le passage de la racine à la tige se fait d'après les modes les plus variés, mais d'une façon à peu près constante pour les espèces d'un même genre et que cette étude n'apporte aucun renseignement précis qui puisse permettre de l'utiliser au point de vue des caractères différentiels des familles végétales.

Cette conclusion est juste; cependant il n'est point rare de rencontrer, dans les genres appartenant à une même famille, des phénomènes analogues dans le passage de la racine à la tige ou à l'axe hypocotylé. Mais les analogies sont plus ou moins lointaines parce que ces phénomènes se produisent plus ou moins rapidement et aussi peut-être parce que deux plantes étudiées à un même état apparent de leur développement se trouvent en réalité à deux stades différents de leur évolution.

A ce point de vue le passage de la racine à l'axe hypocotylé dans *Fuchsia corymbiflora* présente un intérêt tout particulier.

Cette plante est beaucoup plus longue et plus épaisse au moment où les cotylédons commencent à verdir que les échantillons d'*Œnothera biennis* considérés au même moment.

Sa racine appartient au type binaire.

La couche rhizogène se divise en face des deux faisceaux ligneux de façon à former deux ou trois assises de cellules : c'est contre l'assise la plus interne que s'accolent les trachées primitives. Sur tout le reste du pourtour du cylindre central, la couche rhizogène demeure simple.

Chaque faisceau ligneux présente, au niveau de l'épaississement du cylindre radiculaire, plusieurs séries d'éléments (3 ou 4) allant en divergeant vers le centre à partir des trachées primitives. Ces éléments sont d'âges différents : ceux qui occupent la série médiane constituent les faisceaux radiculaires proprement dits; les autres se sont développés postérieurement à eux aux dépens des cellules du parenchyme conjonctif, mais de façon à se placer régulièrement à côté

des éléments primitifs. Ils correspondent donc par leur origine au troisième faisceau dont nous avons constaté la formation dans *Œnothera biennis;* leur arrangement régulier est peut-être la conséquence de la présence de la moelle qui est très développée à ce niveau et qu'on trouve déjà dans la racine.

Le liber, accolé à la couche rhizogène, est formé de deux faisceaux en croix avec les faisceaux ligneux primitifs : il est constitué par de petits groupes libériens séparés les uns des autres par quelques cellules de parenchyme.

C'est sous cet aspect que se présentent les éléments conducteurs du cylindre central au niveau du changement d'épiderme.

Les modifications qu'on observe sur une étendue de plus de 2 centimètres de l'axe hypocotylé se résument dans les divisions cellulaires qui se reproduisent, tant dans le parenchyme conjonctif central que dans le parenchyme situé entre les groupes libériens. Ces divisions sont peu rapides et le diamètre de l'axe hypocotylé n'augmente que très lentement, mais elles ont pour effet de changer, en définitive, d'une façon complète la disposition des éléments conducteurs.

Les cloisonnements du parenchyme conjonctif central ont pour résultat de repousser vers l'extérieur les éléments des faisceaux ligneux qui jusque-là s'avançaient vers le centre du cylindre : ces éléments prennent la forme d'un T dont la branche verticale est constituée par les vaisseaux radiculaires primitifs. Ces vaisseaux écrasés de tous côtés ne tardent pas, au reste, à disparaître entièrement, car à des niveaux plus élevés il est presque impossible de retrouver les restes de leurs parois.

Les cloisonnements du parenchyme libérien ont aussi pour résultat de scinder en deux portions les faisceaux libériens qui sont ainsi rapprochés des extrémités des branches horizontales des T ligneux.

Il est très simple d'établir les analogies de ces phénomènes avec ceux que nous avons observés dans *Œnothera biennis*. Les

faisceaux ligneux radiculaires primitifs disparaissent à peu près entièrement dans Fuchsia, comme ils disparaissent entièrement, mais à un niveau moins élevé, dans *Œ. biennis*. En outre les faisceaux ligneux et libériens de l'axe hypocotylé se forment de la même façon dans les deux plantes et on arrive ainsi, à des points différents des axes de ces deux plantes, à constater la même disposition dans les éléments conducteurs.

Les phénomènes sont plus lents et plus nets dans *F. corymbiflora* que dans *Œ. biennis;* mais c'est là en définitive la seule différence qu'on puisse remarquer entre ces deux plantes.

A partir de ce stade, il y a analogie complète : aux quatre faisceaux libériens correspondent quatre arcs ligneux qui résultent de la scission produite dans chaque groupe par l'accroissement vers l'extérieur du parenchyme conjonctif avoisinant. Les huit faisceaux ainsi constitués ne subissent plus guère de modifications jusqu'à l'insertion des cotylédons, dans lesquels ils passent entièrement.

Les faisceaux de l'axe hypocotylé sont dépourvus du liber interne dans *Œ. biennis;* ils en sont également dépourvus dans *F. corymbiflora* au moment où ils entrent dans les cotylédons. Mais tandis que dans la première de ces plantes le parenchyme conjonctif situé au voisinage des arcs ligneux semble avoir acquis ses caractères définitifs, dans la seconde plante, ses cellules sont plus abondamment pourvues d'amidon que les cellules plus internes et on peut y observer quelques cloisonnements. Cependant les cellules nouvelles issues de l'activité de ce parenchyme ne se différencient pas en éléments libériens; mais comme les plantes qui présentent le double liber dans leur axe hypocotylé constituent leur liber interne par les cloisonnements et la différenciation ultérieure des cellules de ce même parenchyme, les faits que nous venons d'observer méritent d'être pris en considération, d'autant plus qu'ils ne sont pas isolés dans l'étude de l'origine du liber interne.

ASCLÉPIADÉES.

J'ai étudié spécialement au point de vue du passage de la racine à la tige et de l'origine du liber interne dans l'axe hypocotylé une plante de cette famille, *Asclepias Douglasii.*

Le passage de la racine à l'axe hypocotylé se fait, dans ce qu'il a de plus général, à peu près comme dans les Solanées, mais comme, à ma connaissance, il n'a pas été l'objet d'observations spéciales jusqu'ici, je crois devoir entrer dans quelques détails à cet égard.

La racine d'*A. Douglasii* appartient au type binaire.

Les faisceaux ligneux ne se rejoignent pas au centre du cylindre, où leurs derniers éléments formés sont séparés d'un groupe à l'autre par quelques cellules du parenchyme conjonctif central; les vaisseaux formant ces faisceaux sont disposés en plusieurs séries (3 ou 4) divergeant à partir des trachées primitives accolées à la couche rhizogène; ces séries sont immédiatement juxtaposées les unes aux autres sans interposition de parenchyme.

Les groupes libériens sont également au nombre de deux, alternant avec les faisceaux ligneux; leur partie externe est adossée à la couche rhizogène et ils se montrent constitués par de petits groupes criblés séparés par des cellules de parenchyme très petites.

Au point où l'axe radiculaire commence à s'épaissir, on observe que l'activité des cloisonnements cellulaires est concentrée dans les cellules centrales du parenchyme conjonctif interne; les nouvelles cellules produites ont pour résultat d'écarter davantage l'une de l'autre les extrémités centrales des faisceaux ligneux. Les éléments de ces faisceaux tassés sur eux-mêmes affectent la disposition d'un T, dont le sommet de la branche verticale, occupé par les trachées primitives, est encore accolé à la couche rhizogène. Il y a une certaine asymétrie dans ce tassement, car l'un des faisceaux ligneux est toujours plus repoussé vers l'extérieur que le faisceau opposé.

A ce stade on n'observe aucun changement notable dans la disposition des faisceaux libériens.

A mesure qu'on se rapproche davantage du changement d'épiderme, c'est-à-dire de l'axe hypocotylé, le parenchyme central entame peu à peu chacun des faisceaux ligneux qui se disposent en un arc tangentiel. Puis, les cloisonnements actifs des cellules du parenchyme conjonctif central adossé à la partie interne des arcs ligneux augmentent dans une proportion très accentuée le nombre de ces cellules, ce qui a pour effet de scinder chacun des faisceaux ligneux en deux groupes affectant la forme d'un V à branches très écartées et non réunies directement l'une à l'autre.

En même temps, on observe une multiplication rapide des cellules parenchymateuses situées vers le milieu de chaque faisceau libérien qui se trouve scindé en deux portions repoussées jusqu'au voisinage des extrémités jeunes des arcs ligneux.

Ainsi se trouve réalisée peu à peu la disposition des éléments conducteurs de l'axe hypocotylé qui présente quatre faisceaux ligneux opposés à quatre faisceaux libériens.

Mais, en outre, dès que les arcs ligneux primitifs sont scindés par l'accroissement du parenchyme conjonctif situé à leur partie interne, les cellules de la couche rhizogène contre lesquelles étaient placées les trachées primitives de ces arcs se divisent rapidement, ce qui a pour effet de constituer entre les faisceaux ligneux et l'endoderme — qui se divise aux mêmes points et en même temps — plusieurs couches de cellules parenchymateuses très petites qui ont pour résultat de repousser vers l'intérieur mais faiblement les vaisseaux les plus âgés des faisceaux ligneux.

La figure 17 représente une partie des changements auxquels nous venons d'assister.

Elle permet de remarquer l'asymétrie que j'ai constatée dans l'évolution des deux groupes ligneux radiculaires, et, en outre, elle montre qu'à ce stade les faisceaux libéro-ligneux de l'axe hypocotylé sont entièrement dépourvus de liber interne.

Il est manifeste que cette formation n'est pas une dépendance du liber externe, car ce dernier tissu est nettement séparé, autant par les vaisseaux ligneux que par le parenchyme conjonctif, de la partie interne des arcs ligneux et, de plus, je n'ai pu observer à aucun niveau la séparation vers l'intérieur de quelques éléments du liber extérieur.

Enfin, j'ai constaté, dans une portion de l'axe hypocotylé plus rapprochée de l'insertion des cotylédons, les cloisonnements primitifs dont les cellules médullaires sont le siège pour l'organisation du liber interne.

La figure 18 montre les premières traces de ces cloisonnements; on y voit une cellule médullaire, ayant encore conservé sa forme primitive, divisée en sept cellules filles, dont l'une est centrale par rapport aux autres. Les cloisonnements gagnent bientôt une ou plusieurs cellules médullaires voisines et ainsi se constituent des groupes libériens plus importants par leur masse qui donnent à chacun des faisceaux libéro-ligneux leur organisation définitive.

Les quatre faisceaux ligneux, avec leur liber externe et interne, ne se modifient plus jusqu'à l'insertion des cotylédons dans lesquels ils se rendent, car, en effet, aucun de leurs éléments constituants ne restera dans l'axe pour concourir à l'organisation des faisceaux conducteurs de la tige, organisation que l'on observe seulement dans le premier entre-nœud épicotylé.

APOCYNÉES.

Je n'ai pu étudier au point de vue du passage de la racine à l'axe hypocotylé qu'une seule plante de cette famille, *Amsonia latifolia*, parce que la similitude d'organisation des Apocynées avec les Asclépiadées m'avait fait supposer qu'elles présenteraient des phénomènes analogues entre la racine et la tige. En tout cas cet exemple, pris au hasard, est très curieux en ce que les échantillons étudiés n'ont présenté aucune trace de liber interne dans leur axe hypocotylé; et cependant j'ai étudié tous les stades compris entre

le moment du verdissement des cotylédons et le moment où ces organes étaient étalés depuis une dizaine de jours.

Comme je ne puis que comparer les plantes au même stade apparent de leur évolution, je place la famille des Apocynées dans la catégorie des plantes dont l'axe hypocotylé est dépourvu de liber interne, mais avec toutes les réserves que m'impose le seul exemple étudié.

La racine d'*Amsonia latifolia* appartient au type quatre et ce que j'ai dit du passage à l'axe hypocotylé dans *Asclepias Douglasii* s'applique entièrement à cette plante, sauf l'absence de liber interne même au niveau de l'insertion des cotylédons. Comme dans *Asclepias Douglasii*, en effet, les quatre faisceaux radiculaires sont scindés de façon à former d'abord un V, puis un arc ligneux séparé de l'endoderme par quelques assises de cellules issues des cloisonnements de la couche rhizogène. Les quatre arcs ligneux, avec les groupes libériens correspondants, passent aussi tout entiers dans les cotylédons, car la tige ne s'organise qu'au-dessus de l'insertion de ces organes.

En un mot, il y a une similitude tellement frappante que, sans l'absence de liber interne dans l'axe hypocotylé d'*Amsonia latifolia*, on pourrait confondre les préparations correspondantes fournies par *Asclepias Douglasii*.

MYRTACÉES.

J'ai étudié dans cette famille le passage de la racine à l'axe hypocotylé de *Callistemon lanceolatum*.

La racine de cette plante est binaire.

Les deux faisceaux ligneux ne se réunissent pas au centre du cylindre où ils sont séparés par deux à trois cellules de la moelle ; ils commencent contre la couche rhizogène chacun par une trachée primitive à partir de laquelle, et en allant vers le centre, chaque faisceau ligneux est composé de deux séries de vaisseaux de plus en plus larges.

Les faisceaux libériens, placés en croix avec les faisceaux ligneux, sont largement étalés contre la couche rhizogène.

Le cylindre central s'accroît progressivement et très lentement et l'on n'y observe des modifications notables dans les relations et l'aspect des éléments conducteurs qu'un peu au-dessous du changement d'épiderme.

A ce niveau la moelle présente six à huit cellules entre les extrémités centrales des faisceaux ligneux. Ceux-ci se tassent d'abord sur eux-mêmes, puis prennent la forme de V par la pénétration du parenchyme conjonctif entre leurs éléments.

En même temps les faisceaux libériens sont scindés par le procédé connu des cloisonnements de quelques cellules parenchymateuses et chaque nouveau faisceau est rapproché des branches correspondantes des V ligneux.

Puis les deux branches de chaque faisceau ligneux sont écartées à droite et à gauche des trachées primitives restées à leur même place et l'on trouve, à partir de ce stade, huit arcs ligneux tangentiels opposés à autant de faisceaux libériens.

Les faisceaux libéro-ligneux destinés aux cotylédons sont dès lors définitivement organisés. La structure de la tige ne s'organise qu'au-dessus de l'insertion des cotylédons.

La moelle est très développée, mais à aucun niveau on n'y observe du liber interne, ce qui est d'autant plus remarquable que ce tissu se différencie très rapidement et très activement dans le bourgeon terminal.

LYTHRACÉES.

La racine et l'axe hypocotylé de *Lythrum salicaria* sont très grêles et à un état de développement relativement si peu avancé que la structure de l'un ressemble beaucoup à la structure de l'autre.

La racine appartient au type deux (fig. 19).

Le cylindre central très étroit comprend quatre vaisseaux réunis au centre et allant d'un côté de la couche rhizogène au côté opposé.

Le liber est encore moins développé et on pourrait lui refuser cette dénomination, car il se distingue à peine des

cellules du parenchyme conjonctif et il m'a été impossible d'y découvrir la moindre trace de tube criblé ou de cellules simplement grillagées.

Les seules modifications qu'on observe dans l'axe hypocotylé sont un faible accroissement du parenchyme conjonctif et l'adjonction à la série ligneuse radiculaire de deux ou trois vaisseaux placés en croix avec elle. Il n'y a pas à parler ici de scission du liber, à cause du très faible développement de ce tissu.

Au voisinage de l'insertion des cotylédons, rien n'est changé dans cette disposition et c'est seulement au niveau de l'insertion de ces organes que les éléments ligneux se scindent en deux moitiés. Au reste, les faisceaux cotylédonnaires sont totalement dépourvus de liber interne.

J'ai retrouvé des faits analogues dans la racine et l'axe hypocotylé des Composées liguliflores que j'ai étudiées à cet égard. Ainsi on pourrait reporter presque entièrement la description ci-dessus à *Sonchus oleraceus*, avec cette seule remarque que les faisceaux cotylédonnaires sont scindés dans l'axe hypocotylé un peu au-dessous de l'insertion des cotylédons et par suite de l'apparition d'une moelle réduite à trois ou quatre cellules.

Mais il n'en est pas de même d'autres plantes appartenant à la famille des Lythracées et présentant un pivot plus développé.

Si, en effet, l'on étudie la racine de *Cuphea lanceolata*, on voit que les deux faisceaux ligneux se compliquent de bonne heure par l'adjonction de nombreux vaisseaux développés dans le parenchyme conjonctif central. Le massif que forme cet ensemble prend bientôt, dans la racine même, l'apparence d'un anneau à la suite de la formation de la moelle. Puis les phénomènes de transformation se passent à peu près comme dans *Callistemon lanceolatum* et, en définitive, l'axe hypocotylé présente, au-dessous de l'insertion des cotylédons, huit arcs ligneux et autant de faisceaux libériens qui sont tout entiers destinés à ces organes.

Les faisceaux libéro-ligneux cotylédonnaires sont, au reste, totalement dépourvus de liber interne.

CONCLUSIONS.

Les résultats obtenus dans l'étude du passage de la racine à l'axe hypocotylé chez les plantes qui possèdent dans leur tige du liber interne, montrent qu'on peut — en restant dans les limites tracées par les exemples choisis — diviser ces plantes en deux catégories. Si toutes, en effet, ont pour caractère commun de n'avoir jamais de liber interne dans leur racine, les unes présentent cette formation dans leur axe hypocotylé et on ne l'observe dans les autres qu'au-dessus de cet axe.

Dans la première catégorie on trouve des transitions entre les plantes qui ont du liber interne au début de l'axe hypocotylé, c'est-à-dire au voisinage immédiat de la racine, et celles dans lesquelles ce même liber interne n'apparaît qu'au sommet de l'axe hypocotylé, c'est-à-dire au voisinage de l'insertion des cotylédons.

Le passage entre les deux catégories semble indiqué — sauf les réserves que j'aurai à faire plus loin — par *Ipomea leucantha* qui, quoique entièrement dépourvue de liber interne dans son axe hypocotylé au moment où les plantes de la première catégorie ont ce tissu déjà différencié au même niveau, présente vers le sommet de cet axe des cloisonnements dans certaines cellules du parenchyme conjonctif central, phénomène qui doit être considéré comme le début de la formation du liber interne.

Quelles conclusions peut-on tirer de ces faits?

Il est peut être possible de les rapprocher de faits bien connus dans le règne animal qui montrent que les êtres vivants sont soumis pendant le cours de leur évolution à certaines influences plus ou moins bien déterminées, dont les effets produisent des divergences accentuées dans les différents stades du développement; mais toute conclusion à cet

égard ne peut avoir de valeur réelle, au point de vue qui nous occupe, qu'après la constatation de faits analogues dans les autres organes des plantes, et je veux me borner ici à faire ressortir le caractère spécial que paraît avoir le liber interne dans l'axe hypocotylé.

Il est évident, à mon avis, que l'étude dont les résultats ont été exposés dans les pages précédentes démontre qu'on doit considérer le liber interne comme une formation anormale due à la mise en activité de quelques cellules du parenchyme conjonctif central, ou, ce qui revient au même, comme le résultat d'une évolution ultérieure de ces cellules, évolution qui serait morphologiquement analogue à celle des cellules du parenchyme cortical qui se cloisonnent d'abord et se différencient ensuite en tissu subéreux.

Le liber interne rentrerait ainsi dans la catégorie des caractères acquis pendant l'évolution des plantes et transmis ensuite par l'hérédité.

Cette manière d'envisager cette formation est, sans doute, hypothétique; elle est cependant appuyée par toutes les observations de son origine dans l'axe hypocotylé, observations qui peuvent se résumer rapidement dans les conclusions suivantes :

1° Le liber interne de l'axe hypocotylé est indépendant à la fois du liber de la racine et du liber externe des faisceaux de l'axe hypocotylé;

2° Sa formation, dans ce même axe, est toujours postérieure à la formation des éléments libériens externes et ligneux des faisceaux auxquels il s'adjoint;

3° Il a son origine dans les cellules du parenchyme conjonctif central.

II. — COTYLÉDONS.

Les cotylédons sont les premières feuilles de la plante; lorsqu'ils sont épigés, leur existence est souvent d'une durée relativement longue, et ils jouent le rôle essentiel affecté aux

feuilles, grâce à la formation de la chlorophylle dans les cellules de leur parenchyme.

Mais, au point de vue qui nous occupe ici, il y a une distinction fondamentale à établir entre les cotylédons et les feuilles d'une même plante.

Les cotylédons, en effet, sont les appendices de l'axe hypocotylé, c'est-à-dire de la portion de l'axe végétatif qu'on peut considérer comme étant la tige propre à l'embryon, tandis que les feuilles sont les organes appendiculaires de la tige même.

Les modifications anormales que présente la tige développée peuvent ou non amener des modifications correspondantes dans l'axe hypocotylé et la première partie de ce travail nous a donné toutes les transitions entre les tiges à liber interne et les axes hypocotylés absolument dépourvus de cette formation. La conclusion naturelle qui s'impose à l'esprit en raison de ces faits est que le liber interne a dû se former primitivement dans la tige et secondairement dans certains axes hypocotylés.

Il est évident *à priori* que cette modification de la structure normale dans la tige et dans l'axe hypocotylé sera encore plus lente à apparaître dans les cotylédons; et l'on peut prévoir aussi que les axes hypocotylés dépourvus de liber interne porteront des cotylédons dont les faisceaux vasculaires n'auront que des éléments ligneux et des éléments libériens externes.

Ces conditions théoriques ont trouvé une application exacte dans les recherches que j'ai faites sur les cotylédons.

J'ai dû me borner à citer un très petit nombre d'exemples à cause de l'analogie qu'on observe dans la formation des éléments des faisceaux conducteurs dans les cotylédons les plus divers, ce qui autorise la plus large généralisation.

Pour simplifier autant que possible l'exposition de mes recherches, j'ai formé deux groupes entièrement factices : 1° le groupe des plantes dont l'axe hypocotylé présente du liber interne au moment du verdissement des cotylédons;

2° le groupe des plantes dont l'axe hypocotylé est dépourvu de liber interne au même stade.

§ 1. — Cotylédons des plantes dont l'axe hypocotylé présente du liber interne.

Je crois devoir suivre, pour l'exposition des résultats obtenus dans l'étude des cotylédons, l'ordre que j'ai adopté pour l'étude des axes hypocotylés.

1° *Cucurbitacées.* — J'ai étudié au point de vue de l'origine du liber interne spécialement *Cucurbita maxima* et *Luffa leucantha*, mais il y a analogie presque complète dans la structure des cotylédons de ces deux plantes, ce qui m'autorise à ne donner que l'étude concernant ces organes dans *C. maxima*.

On sait que les six faisceaux de l'axe hypocotylé de cette plante passent tout entiers dans les cotylédons, trois de chaque côté, et qu'au moment où les cotylédons commencent à verdir, ces faisceaux sont déjà définitivement différenciés tant au point de vue de leurs éléments ligneux que de leurs éléments libériens externes et internes.

Il n'y aurait donc rien à ajouter à cet égard, mais je me suis adressé à des cotylédons plus jeunes et j'ai suivi leurs faisceaux dans le limbe cotylédonnaire; comme d'un autre côté de nouveaux faisceaux s'organisent dans ce limbe, j'ai pu saisir quelques stades importants qui viennent appuyer le fait général qui ressort de l'étude de l'origine du liber interne de l'axe hypocotylé, à savoir que ce tissu est de formation postérieure à la formation des autres éléments des faisceaux.

Quand on étudie les cotylédons encore renfermés dans les deux valves à peine écartées du tégument, on observe que chacun d'eux présente trois faisceaux médians déjà relativement bien différenciés disposés en arc et correspondant aux trois faisceaux de l'axe hypocotylé. Chaque faisceau présente deux ou trois trachées primitives, situées à la partie interne de la figure ovalaire qu'il forme et séparées du

parenchyme supérieur par deux ou trois assises de petites cellules en voie de division rapide. Ces cellules ne tardent pas à se différencier en éléments libériens. Mais il faut remarquer que le liber externe et le bois sont déjà nettement différenciés et que par conséquent le liber interne ou supérieur est de formation postérieure.

Cette affirmation est corroborée par l'étude de deux petits faisceaux qui apparaissent à droite et à gauche de l'arc formé par les trois faisceaux précédents et qui distribueront plus tard leurs branches dans les parties latérales du limbe cotylédonnaire.

Ces faisceaux ne sont représentés à ce moment que par un massif de cellules très petites constituant un procambium local et ces cellules sont en voie de division rapide.

Ce n'est qu'à un stade plus avancé correspondant à peu près à la séparation des valves tégumentaires que les éléments ligneux et libériens se différencient. Or les différenciations de ces éléments se font en même temps: le liber externe se forme à la partie externe du procambium et les premières trachées ne sont séparées du parenchyme interne ou supérieur que par une seule assise de cellules procambiales. Il n'y a encore aucune trace du liber interne, mais ces dernières cellules se cloisonnent activement pour constituer un massif qui augmente l'étendue du procambium vers le parenchyme supérieur dont les cellules voisines se cloisonnent aussi : c'est dans ce massif que se différencient les éléments du liber interne ou supérieur.

On peut déduire de ces faits que les faisceaux cotylédonnaires bicollatéraux sont pendant un stade très court nettement constitués simplement par du bois et du liber externe et que leur liber interne est d'origine postérieure.

Il m'a paru intéressant de poursuivre l'ordre de disparition des divers éléments de ces faisceaux bicollatéraux dans les nervures terminales du limbe cotylédonnaire. Cet ordre est conforme aux connaissances acquises à ce sujet dans les faisceaux simples et j'ai observé, en outre, que le

liber interne s'efface avant le liber externe qui lui-même disparaît avant les éléments ligneux.

On n'a pas conclu des faits connus que le liber externe est une formation postérieure au bois; cependant, il est permis de voir dans les faits que j'ai observés une concordance remarquable entre l'ordre d'apparition et l'ordre de disparition du liber interne dans les faisceaux bicollatéraux des Cucurbitacées.

2° *Solanées.* — Les faisceaux cotylédonnaires observés dans l'axe hypocotylé de *Solanum nigrum* se retrouvent dans les cotylédons verdis avec les caractères que nous leur connaissons.

Mais si l'on étudie les cotylédons au moment où ils commencent à s'étaler, c'est-à-dire au moment où l'accroissement en longueur de l'axe hypocotylé les amène à la lumière, on observe des faits qui confirment, en les précisant davantage, ceux qui résultent de la différenciation des éléments des faisceaux conducteurs dans les jeunes cotylédons de *Cucurbita maxima.*

Dans *Solanum nigrum*, en effet, les phénomènes relatifs à la différenciation de ces éléments sont plus lents que dans la plante précédente, quoique encore très rapides. Du procambium primitif naissent simultanément les trachées primitives et les premiers groupes libériens, ceux-ci à la partie externe, ceux-là à la partie interne. Mais dès l'apparition de la première trachée, les cellules du parenchyme accolées à sa face interne se cloisonnent et produisent un petit massif de cellules filles très petites dans lesquelles on ne tarde pas à trouver des éléments libériens.

Il est impossible de ne point voir une similitude frappante entre l'origine du liber interne dans l'axe hypocotylé et dans les cotylédons, puisque dans les deux cas ce tissu n'est qu'une différenciation ultérieure des cellules issues des cloisonnements du parenchyme voisin des faisceaux.

L'ordre de disparition des éléments de ces faisceaux à double liber dans les terminaisons des nervures du limbe

cotylédonnaire est aussi plus net ici que dans *Cucurbita maxima*, car le liber interne s'efface rapidement et alors que le faisceau est encore relativement développé en ce qui concerne les éléments ligneux et les éléments libériens externes.

3° *Nolanées*. — Les cotylédons de *Nolana prostrata* s'étalent sur l'axe hypocotylé par un pétiole élargi et très court portant un limbe épais, dont les cellules sont gonflées par leur contenu, surtout par des grains d'amidon, et qui ne présente qu'une seule nervure médiane de laquelle partent, à droite et à gauche, de nombreux petits groupes libéro-ligneux.

On retrouve dans le pétiole et dans les nervures médianes les faisceaux dont l'organisation s'est achevée sur l'axe hypocotylé, mais ces faisceaux ne diffèrent guère, quant à leur constitution et à l'origine de leurs éléments, des faisceaux cotylédonnaires de *Solanum nigrum;* aussi ne méritent-ils point une mention spéciale.

Les nervures secondaires détachées de la nervure médiane renferment rarement du liber interne; ce tissu disparaît aussi le premier vers l'extrémité de la nervure médiane. Il n'y a rien dans ces faits de particulièrement intéressant et je me borne à les signaler en les rapprochant des faits analogues observés dans *Solanum nigrum*.

Les trois exemples précédents me permettent de passer sous silence l'étude des faisceaux cotylédonaires des plantes qui présentent du liber interne dans les faisceaux de leur axe hypocotylé. Il n'y a entre elles d'autres différences que l'apparition plus ou moins tardive de ce tissu au voisinage des faisceaux simples.

On peut simplement poser comme règle générale, que le liber interne apparaît d'autant plus vite dans le procambium cotylédonnaire et disparaît plus tard dans les nervures terminales des cotylédons qu'il s'est formé plus tôt dans l'axe hypocotylé. Son origine aussi est, en définitive, la même dans tous les cas : primitivement il ne fait point partie du

faisceau au même titre que les autres éléments et il provient des cloisonnements postérieurs dont quelques cellules du parenchyme supérieur sont le siège. Cette remarque s'applique, dans les Convolvulacées, à *Convolvulus tricolor*, mais non à *Ipomea leucantha*.

On se souvient que l'axe hypocotylé de la première de ces deux plantes présente du liber interne qui s'est développé au voisinage de l'insertion des cotylédons: elle rentre donc entièrement dans la première catégorie et l'étude de l'origine du liber interne dans les jeunes faisceaux, est particulièrement intéressante en ce qu'elle fournit un appui à la règle générale que je viens d'indiquer.

Mais la seconde plante ne présente pas de liber interne différencié dans l'axe hypocotylé au moment où les faisceaux passent dans les cotylédons étalés et verdis. On peut donc la classer, sauf réserves, dans la seconde catégorie.

4° *Cestrinées.* — Dans l'axe hypocotylé de *Cestrum Parqui*, le futur liber interne de cette plante n'était encore indiqué que par de rares cloisonnements de quelques cellules médullaires. Les cotylédons étalés depuis cinq ou six jours se montrent encore plus en retard, car on n'observe dans le parenchyme supérieur de ces organes aucune trace de cloisonnement (fig. 20).

Je n'ai pas suivi plus loin l'évolution des tissus des cotylédons de cette plante, car la formation postérieure du liber interne dans l'axe hypocotylé est un indice certain d'une formation correspondante dans les cotylédons âgés.

§ 2. — **Cotylédons des plantes dont l'axe hypocotylé ne présente pas de liber interne.**

Les cotylédons ont une existence transitoire, mais quelquefois cependant d'une durée relativement longue. Dans certaines plantes, en effet, ils persistent encore sur l'axe hypocotylé alors que la tige est développée et que les premières feuilles sont étalées (*Convolvulus*, *Ipomea*, *Fuchsia*, etc.). Depuis le moment où ils ont verdi jusqu'à l'épo-

que de leur chute il grandissent quelquefois considérablement (*Ipomea*, etc.).

Aussi l'étude des cotylédons des plantes dont l'axe hypocotylé ne présente pas de liber interne doit-elle comprendre, pour être complète, les stades principaux de la vie de ces organes au point de vue des changements de structure qu'ils peuvent présenter. Ne peut-il pas arriver, par exemple, que le liber interne se forme dans les cotylédons complètement développés alors que les cotylédons jeunes en sont totalement dépourvus? J'ai cherché à vérifier cette hypothèse dans la plupart des plantes dont l'axe hypocotylé et les cotylédons jeunes n'offrent pas de liber interne et l'on va voir les conclusions auxquelles j'ai abouti.

1° *Convolvulacées.* — L'absence de liber interne caractérisé dans l'axe hypocotylé d'*Ipomea leucantha* nous a autorisé à classer provisoirement cette plante dans la seconde catégorie. Les remarques que j'ai faites ci-dessus trouvent une application immédiate dans l'étude des cotylédons de cette Convolvulacée, qui ont une existence relativement très longue et qui deviennent très volumineux.

Les cotylédons, lorsqu'ils sont portés à la lumière par l'accroissement de l'axe hypocotylé, présentent un pétiole d'une longueur de 7 à 8 millimètres et un limbe chiffonné qui ne tarde pas à se déplisser.

A ce stade de leur évolution — correspondant au stade où nous avons étudié l'axe hypocotylé — leurs éléments conducteurs sont formés par les quatre groupes ligneux en arc et le liber externe qui les accompagne, dont nous avons suivi la formation dans l'axe hypocotylé. Il n'y a pas de trace de liber interne ou supérieur, mais les cellules parenchymateuses supérieures avoisinant les arcs ligneux sont en voie de cloisonnement.

On peut donc dire qu'à ce stade les faisceaux cotylédonnaires dans les cotylédons sont au même état de développement que dans l'axe hypocotylé.

Ce stade correspondant au stade où nous avons étudié les

mêmes organes dans *Convolvulus tricolor*, il en résulte que si les cotylédons et l'axe hypocotylé présentent plus tard des formations libériennes internes, ces formations sont postérieures aux mêmes formations dans *C. tricolor*.

C'est en effet ce que l'on observe.

Si l'on étudie l'axe hypocotylé huit ou dix jours après le moment où les cotylédons se sont épanouis, on trouve que ces faisceaux libéro-ligneux présentent le double liber. Les cellules issues des cloisonnements du parenchyme conjonctif central se sont différenciées en groupes libériens placés au voisinage des éléments ligneux et aussi dans l'angle correspondant aux trachées primitives radiculaires.

En outre un cambium s'est formé sur tout le pourtour de l'axe, et ce cambium donne de nouveaux éléments ligneux vers l'intérieur, mais n'augmente pas le nombre des groupes libériens primitifs extérieurs.

Les cotylédons s'insèrent longuement sur l'axe hypocotylé : en face des sillons qui divisent cet axe en deux moitiés symétriques, le cambium forme quelques trachées accompagnées de petits groupes libériens externes et aussi de quelques éléments libériens internes, mais les trachées primitives sont déjà différenciées d'un côté, tandis qu'on n'en voit pas de traces du côté opposé. C'est ainsi que se constituent dans l'axe hypocotylé les faisceaux libéro-ligneux destinés aux deux premières feuilles qui, étant alternes et par conséquent d'âge différent, doivent avoir leurs éléments conducteurs formés à des époques différentes. On retrouve dans les cotylédons les faisceaux cotylédonnaires de l'axe hypocotylé avec les mêmes caractères : les éléments ligneux forment des séries centrifuges comme dans l'axe lui-même.

En poursuivant ces faisceaux libéro-ligneux dans la nervure médiane du limbe, on observe, ainsi que dans les petites nervures détachées d'elle, que le liber interne disparaît assez tôt comme dans tous les cas examinés jusqu'ici.

Les faits que je viens d'exposer brièvement méritent de fixer notre attention.

J'ai comparé deux plantes d'une même famille au même stade de développement et j'ai constaté entre elles des différences fondamentales dans l'état de différenciation de leurs éléments, spécialement de leurs éléments libériens internes. Puis, en étudiant un stade plus avancé de l'une d'elles (*Ipomea leucantha*), ces éléments se sont montrés au même degré de différenciation.

Cela tient-il à une différence dans la rapidité de l'évolution de *C. tricolor* ou simplement à ce que deux plantes prises à un même âge, c'est-à-dire au moment de l'épanouissement de leurs cotylédons, peuvent être, en réalité, à deux âges différents ?

La première hypothèse est celle qui se présente à l'esprit au premier examen, mais la seconde mérite aussi d'être prise en considération, quoiqu'elle soit d'une vérification très difficile.

On sait, en effet, que certaines plantes fournissent des graines pouvant germer avant la maturité du fruit qui les porte, tandis que d'autres ne peuvent germer qu'après cette maturité. Si l'on fait germer parallèlement deux plantes prises dans les deux groupes, pourra-t-on affirmer qu'elles sont à un même âge en un même moment de leur évolution apparente ?

Je me borne à poser cette question, simplement pour montrer à quelles difficultés on se heurte dans l'étude de l'origine des tissus et aussi pour justifier la méthode d'observation que j'ai dû suivre, laquelle consiste à ne tenir compte, dans les comparaisons que j'ai eu à faire, que de l'âge apparent, déterminé par le moment de l'épanouissement et du verdissement des cotylédons.

Avec ces réserves importantes, il m'est permis de conclure que l'axe hypocotylé et les cotylédons d'*Ipomea leucantha* sont dépourvus de liber interne alors que les mêmes parties de *Convolvulus tricolor* en sont pourvues.

2° *Œnothéracées.* — Les considérations qu'a nécessitées l'étude des cotylédons d'*Ipomea leucantha* ne s'appliquent pas aux

plantes que j'ai étudiées dans les familles des Œnothéracées et des Lythracées, car je n'ai rencontré de liber interne dans les cotylédons de ces plantes à aucun stade de leur évolution.

Les cotylédons d'*Œnothera biennis* présentent un court pétiole terminé par un limbe qui se développe relativement fort peu. La nervure principale pénètre peu profondément dans le limbe et elle envoie, à droite et à gauche, quelques nervures secondaires à peine constituées chacune par 2 à 3 vaisseaux accompagnés de groupes libériens très faibles.

J'ai représenté dans la figure 21 la coupe transversale du pétiole d'un cotylédon d'*Œnothera biennis* dont le développement est achevé; on voit qu'il est totalement dépourvu de liber interne. Le liber externe est peu développé, mais il présente deux groupes relativement très grands aux deux extrémités de l'arc ligneux.

On peut en dire autant des cotylédons de *Fuchsia corymbiflora* dont j'ai représenté une moitié de section transversale dans la figure 22.

Les mêmes faits s'étant représentés dans l'étude des cotylédons des plantes dont l'axe hypocotylé est dépourvu de liber interne, on peut en conclure que l'évolution des cotylédons est corrélative de l'évolution de l'axe hypocotylé qui les porte et que ces organes ne présentent de formations anormales qu'autant que ces formations ont apparu dans l'axe hypocotylé.

Cela vient à l'appui des considérations générales que j'ai développées plus haut relativement à la nature appendiculaire des cotylédons.

CONCLUSIONS.

Il existe une corrélation frappante entre la formation du liber interne dans l'axe hypocotylé et dans les cotylédons; le liber interne apparaît d'autant plus ou moins rapidement dans les cotylédons, qu'il a été signalé dans l'axe hypocotylé plus ou moins au voisinage de la racine. C'est là une règle générale qui ne souffre pas d'exceptions, et qui conduit,

par des transitions insensibles, au cas où les cotylédons sont, comme les axes hypocotylés qui les portent, absolument dépourvus de liber interne, pendant les divers stades qu'ils traversent dans leur existence transitoire.

Cette corrélation dans ce qu'on pourrait appeler l'âge du liber interne n'est pas la seule que montre l'étude rapide que je viens de faire, car partout où cette formation se constate dans les cotylédons, on observe qu'elle a son siège, non dans le procambium qui se constitue pour se différencier plus tard en éléments ligneux et en éléments libériens externes, mais dans une évolution ultérieure de quelques cellules du parenchyme supérieur cotylédonnaire, cellules avoisinant les éléments vasculaires déjà différenciés, et dont les cloisonnements ultérieurs aboutissent à la formation de procambiums locaux secondaires, destinés à se différencier en groupes criblés internes.

En résumé :

1° Le liber interne des cotylédons se forme toujours postérieurement aux autres éléments des faisceaux de ces organes ;

2° Il ne prend point son origine dans les cellules procambiales qui ont fourni ces derniers éléments.

Par conséquent, l'indépendance de cette formation, déjà attestée par l'étude du passage de la racine à l'axe hypocotylé, se manifeste aussi nettement dans les cotylédons.

DEUXIÈME PARTIE

I. — BOURGEON TERMINAL.

Les connaissances acquises sur l'origine des différents tissus, à partir des cellules du méristème primitif, sont rentrées dans le domaine classique à la suite de travaux impor-

tants, qui sont consignés dans les remarquables traités de MM. Van Tieghem (1) et de Bary (2).

On sait que chez toutes les Phanérogames ces tissus se différencient progressivement au sein d'un méristème primitif, qui lui-même procède des cloisonnements répétés d'un groupe de cellules mères initiales au nombre de trois. Les divisions de ces trois cellules primitives donneront respectivement l'épiderme, l'écorce et le cylindre central de la tige. Avant même qu'aucun élément conducteur ne soit différencié dans le cylindre central, les trois formations indiquées se distinguent assez nettement les unes des autres, surtout parce que, à la périphérie du cylindre central, les cellules du méristème qui donnent cette portion de la tige sont le siège de cloisonnements très rapides, lesquels fournissent par places, ou tout autour du cylindre, un tissu remarquable par la petitesse de ses éléments, qui sépare nettement l'écorce de la moelle. Ce tissu porte le nom de *procambium*, et c'est de lui que naîtront les faisceaux libéro-ligneux de la tige.

Quand on suit le développement des éléments de ces faisceaux, on observe que la première trachée de leur portion ligneuse apparaît au voisinage immédiat de la moelle, de même que le premier tube criblé, ou le premier groupe criblé de leur portion libérienne, se forme en même temps au voisinage immédiat de l'écorce. Puis les nouveaux éléments ligneux se constituent en dehors de la trachée primitive, et les nouveaux éléments libériens en dedans du premier groupe criblé, ce qui fait que la portion ligneuse du faisceau a un développement centrifuge, et la portion libérienne un développement centripète. Il est à rappeler que, entre le bois et le liber, le procambium, en se divisant rapidement sans se différencier immédiatement, constitue de bonne heure le *cambium* qui fournira les élements secondaires du liber et du bois.

(1) Ph. van Tieghem, *Traité de botanique*, Paris, 1884.
(2) De Bary, *Vergleichende Anatomie.*

Ce résumé, très général et très incomplet, de l'origine des éléments conducteurs de la tige, montre que les deux parties essentielles du cylindre central, la moelle et les faisceaux libéro-ligneux, tout en ayant un point de départ commun, se constituent définitivement aux dépens de cellules nettement différenciées de bonne heure par leur activité et par leurs dimensions : les limites du procambium sont, en effet, aussi nettes du côté de la moelle que du côté de l'écorce.

Ce point étant indiscutable, il paraît, *à priori*, permis d'affirmer que si le liber interne fait partie du faisceau libéro-ligneux au même titre que le liber externe, il aura son origine dans ce tissu procambial, et non dans la moelle. Si, au contraire, le liber interne est considéré comme un tissu surajouté au faisceau libéro-ligneux, à la suite de conditions physiologiques inexpliquées mais possibles, il est évident que, quelles que soient son importance et la rapidité de sa formation, on pourra trouver dans son origine première les témoignages de son apparition en quelque sorte accidentelle

Toutes les plantes à double liber ne se prêtent pas également à l'étude de l'origine première du liber interne, car s'il en est dans lesquelles ce tissu se forme assez tardivement, relativement aux autres éléments du faisceau, il en est aussi dans lesquelles il apparaît en même temps, et quelquefois en des points où l'on ne constate encore aucune trace de différenciation de trachées ou de tubes criblés externes. De plus, le liber interne se forme parfois au contact immédiat d'une trachée primitive, et s'il est séparé d'elle par quelques cellules, ces dernières ont acquis les caractères du procambium ; dans les deux cas il est également difficile de se prononcer nettement sur l'origine procambiale ou médullaire.

Il résulte de ces considérations qu'il faut généralement étudier les points du bourgeon terminal où les premières trachées se différencient, pour constater si elles ne laissent pas entre elles et la moelle quelques cellules procambiales susceptibles de former du liber interne par des cloisonnements ultérieurs.

Ce sont ces conditions que j'ai cherché à réaliser dans les cas douteux. Toutes les fois qu'il m'a été possible de le faire, j'ai étudié l'origine des éléments des faisceaux à double liber, dans le premier entre-nœud qui se constitue au-dessus de l'insertion des cotylédons. Mais cette méthode nécessiterait, pour être généralisée, une installation spéciale permettant d'avoir un grand nombre de plantes en germination. Aussi ai-je dû me contenter souvent, faute de mieux, d'étudier l'origine des éléments conducteurs dans le bourgeon terminal, ce qui est une difficulté sérieuse, en raison de la rapidité de différenciation de ces éléments.

Ainsi qu'on l'a vu dans l'Introduction de ce travail, c'est uniquement le bourgeon terminal qu'ont étudié les botanistes qui se sont préoccupés de l'origine du liber interne. Les contradictions dans les résultats qu'ils ont obtenus tiennent sans doute à ce que les uns et les autres n'avaient pas choisi un assez grand nombre d'exemples. J'ai cherché à donner à mes recherches la plus large généralisation possible, en étudiant, surtout dans la catégorie des plantes dont l'axe hypocotylé présente du liber interne, un certain nombre de types assez différents les uns des autres, et en m'attachant plus spécialement à l'étude des types chez lesquels l'origine du liber interne est rendue douteuse par la rapidité de la formation de ce tissu. En général, les plantes de la seconde catégorie permettent des conclusions plus rapides; cependant, il faut dire que là encore on trouve quelquefois certaines difficultés.

Dans les descriptions relatives à ce point de l'origine du liber interne, je suivrai l'ordre suivi jusqu'ici.

CUCURBITACÉES.

La tige des Cucurbitacées présente un nombre variable de faisceaux bicollatéraux en général disposés sur deux rangs. Les faisceaux appartenant au cercle intérieur sont toujours plus volumineux que ceux qui forment le cercle extérieur.

Une plante de cette famille, *Zanonia sarcophylla*, bien connue à la suite des recherches de MM. Petersen et Hérail

(*loc. cit.*), est très particulière en ce que ses faisceaux manquent totalement de liber interne. Mais ses caractères morphologiques lui ont valu des places variables dans la classification. A. de Jussieu ne la met qu'avec doute dans les Cucurbitacées; de Candolle en fait, avec le genre *Fevillea*, une tribu de cette famille; Endlicher crée un ordre distinct pour *Zanonia* et *Fevillea*, dans sa classe des Péponifères tandis qu'Aug. Saint-Hilaire avait constitué pour ces mêmes plantes la famille des Nandhirobées.

Je n'ai pas à m'en occuper spécialement; il me suffit, pour le moment, de signaler l'anomalie de ces plantes et les divergences des auteurs.

M. Hérail a étudié l'origine et le développement du liber interne dans les Cucurbitacées.

« Si l'on suit, dit-il (*loc. cit.*, p. 66), le développement et la différenciation des faisceaux dans les tiges très jeunes, on les voit tout d'abord apparaître sous forme d'îlots de méristème volumineux isolés les uns des autres. Au moment où chacun de ces méristèmes partiels se différencie pour donner naissance aux divers éléments constitutifs du faisceau, on voit très nettement que la partie centrale donne naissance aux éléments du bois, tandis que les portions interne et externe se différencient en vaisseaux grillagés et en parenchyme libérien. Ici donc les deux libers et le bois procèdent bien de la différenciation du même méristème, et tous ces éléments font partie du faisceau au même titre. Le liber est aussi primaire que les trachées elles-mêmes (p. 65). »

J'ai suivi aussi, dans mes recherches, le développement et la différenciation des divers éléments que montrent les faisceaux des Cucurbitacées, et sans doute j'ai pu saisir des stades plus jeunes que ceux qui ont été observés par M. Hérail, car mes observations ne concordent pas entièrement avec celles que je viens de citer.

Si, en effet, on suit les faisceaux des Cucurbitacées à partir du sommet du bourgeon terminal jusqu'au moment où leurs divers éléments sont nettement différenciés, on voit,

ainsi que M. Hérail l'avait remarqué, que les faisceaux naissent d'autant de méristèmes locaux issus des cloisonnements répétés du parenchyme conjonctif.

Plusieurs cellules de ce parenchyme se cloisonnent simultanément, car les méristèmes sont déjà relativement des groupes très développés de petites cellules, alors qu'on n'y trouve ni tube criblé ni trachée primitive.

Les trachées primitives et le liber externe se différencient pourtant très vite; mais, contrairement aux assertions de M. Hérail, les trachées primitives apparaissent non vers le centre, mais vers la partie interne du méristème. Entre elles et le parenchyme interne restent deux ou trois assises au plus de cellules méristématiques qui, au lieu de se différencier en même temps que leurs cellules voisines internes, continuent à se cloisonner activement vers l'intérieur du cylindre central. Les cellules du parenchyme conjonctif attenantes au méristème se cloisonnent aussi en même temps, ce qui a pour effet de constituer, à la partie interne du méristème primitif, un méristème secondaire dans lequel ne tardent pas à se différencier les éléments criblés du liber interne. Les premiers tubes criblés se forment à la partie interne de ce méristème secondaire, ce qui détermine pour le liber interne un ordre de différenciation centrifuge.

C'est ce stade que j'ai représenté dans la figure 23, empruntée à des préparations du bourgeon terminal de *Bryonia dioica*.

On voit qu'il y a similitude dans la formation des éléments des faisceaux conducteurs des Cucurbitacées dans l'axe hypocotylé et dans le bourgeon terminal, et que le liber interne apparaît postérieurement au bois et au liber externe : il n'est donc point « aussi primaire que les trachées elles-mêmes ».

J'ai étudié aussi à ce point de vue le premier entre-nœud épicotylé des plantes de cette famille que j'avais choisies pour l'étude du passage de la racine à l'axe hypocotylé, et voici ce que j'ai observé dans *Luffa leucantha*.

Le premier entre-nœud ne renferme dans son cylindre

central que les dix faisceaux propres aux deux premières feuilles, et il faut remonter au bourgeon qui le termine pour observer la formation des éléments vasculaires de la tige. Son étude ne présente donc aucun intérêt spécial, et l'on peut en dire autant de *Cucurbita maxima*.

SOLANÉES.

Les Solanées semblent avoir plus particulièrement servi de point de départ à M. Hérail pour la thèsequ'il a soutenue relativement à l'origine du liber interne. De mon côté, j'ai eu l'occasion d'étudier la plupart des plantes de cette famille en vue de leur anatomie comparée, et je puis, grâce à cela, compléter les renseignements très exacts déjà fournis par M. Hérail.

Le liber interne apparaît plus ou moins de bonne heure dans la moelle de ces plantes. Tandis que, par exemple, les jeunes tiges d'*Atropa Belladona* en sont totalement dépourvues (Hérail, *loc. cit.*, p. 68), ailleurs (*Solanum nigrum*, *gracile*, etc. *Nicotiana tabacum*, *Hyoscyamus niger*, etc.), il se forme presque en même temps que les autres éléments du faisceau — quelquefois antérieurement — sans qu'il soit cependant possible de fixer une règle précise à cet égard.

Prenons quelques exemples au hasard.

1° *Hyoscyamus niger.* — Dans une tige jeune de cette plante, on observe que le liber interne s'est constitué d'une façon très irrégulière, car en certains points du pourtour du cylindre central, on voit à la fois des groupes libériens externes et internes, alors qu'il n'y a pas encore un seul élément ligneux différencié, tandis qu'en d'autres points on trouve les trois ordres d'éléments du faisceau définitif, et qu'ailleurs encore une trachée seule est différenciée.

On ne peut donc tirer aucun renseignement précis de l'étude du premier entre-nœud situé au-dessous du bourgeon terminal, et il faut s'adresser à cette dernière partie de la plante. Même dans ce cas, on peut être induit en erreur, si l'on n'étudie que des sections isolées, car le liber interne se

trouve immédiatement accolé aux trachées primitives, et les cellules voisines ressemblent entièrement par leurs dimensions et leurs formes aux cellules non encore différenciées du procambium (fig. 24). Mais si l'on observe l'ordre et le mode d'apparition des divers éléments des faisceaux à partir du procambium, on voit que les premières formations ligneuses — les trachées primitives — se développent à la partie la plus interne du procambium, dont les cellules sont, à ce stade, beaucoup plus petites que les cellules adjacentes du parenchyme conjonctif interne ; il n'y a donc plus de place à la partie interne du procambium pour d'autres formations.

Mais, dès l'apparition des trachées primitives, les cellules du parenchyme conjonctif qui sont accolées à elles se cloisonnent longitudinalement plusieurs fois; les cellules issues de ces cloisonnements répétés constituent à la partie interne du futur faisceau ligneux une sorte de procambium secondaire qui pourrait faire admettre que les trachées primitives se sont différenciées vers le milieu du procambium primitif et non à sa partie la plus interne. Bientôt dans ce procambium secondaire on voit de petits groupes criblés dont les dimensions ne dépassent guère pendant quelque temps celles des cellules voisines, mais qui s'accroissent ensuite progressivement.

Cette seule observation suffit pour accorder au liber interne une origine exclusivement médullaire; elle est confirmée par ce fait que parfois un premier groupe libérien interne se constitue dans la moelle, assez loin du procambium.

La figure signalée résume très nettement les deux ordres de considérations qui permettent de se prononcer pour l'origine exclusivement médullaire du liber interne.

2° *Solanum laciniatum.* — L'apparition du liber interne dans cette plante, comme dans *H. niger*, est indépendante à la fois de l'apparition du liber externe et du bois; en effet, ce tissu se forme soit en face d'un groupe ligneux, soit en face d'un groupe libérien externe, soit isolément.

Au début, la limite est très nette entre le procambium à cellules polygonales petites et la moelle à cellules polygonales relativement très grandes. Mais aux points où le liber interne se forme, les cellules médullaires qui séparent les premiers groupes libériens des trachées primitives — car ici les groupes libériens ne sont jamais adjacents au bois — se cloisonnent activement, et de leurs divisions répétées résulte un tissu dont les caractères des éléments sont les mêmes que ceux des éléments non différenciés du procambium primitif. C'est cette sorte de procambium secondaire qui fournit le *faux cambium* signalé par M. Vesque, dont le rôle sera d'accroître le nombre des groupes libériens primitifs.

A ce stade, la limite entre la moelle et le procambium primitif serait impossible à déterminer si la limite interne du procambium n'était indiquée par la place occupée par les trachées primitives (fig. 25).

3° *Nicotiana tabacum.* — Le pétiole de cette plante a fourni à M. Hérail (*loc. cit.*, p. 69) des renseignements intéressants au point de vue de l'origine du liber interne. La tige n'est pas moins instructive à cet égard.

L'anneau procambial se distingue de bonne heure très nettement des parenchymes conjonctifs interne et externe. Les trachées primitives se forment immédiatement contre le bord externe de la moelle, et elles apparaissent isolément sur le pourtour de l'arc procambial. Le liber externe et le liber interne sont disposés en petits groupes criblés nombreux, séparés les uns des autres par des cellules de parenchyme libérien. Les groupes du liber interne conservent assez longtemps les dimensions des cellules voisines, puis s'accroissent aux dépens du *faux cambium* dont l'origine est la même que dans *S. laciniatum.*

Le liber interne est toujours, au début, séparé des trachées primitives par les trois ou quatre assises de cellules médullaires dont les cloisonnements ultérieurs donneront le *faux cambium.* Il a donc une origine nettement médullaire (fig. 26).

4° *Nicandra physaloïdes*. — Dans cette plante, le liber interne est, en certains points, immédiatement accolé au bois, mais en d'autres points il est situé assez profondément dans la moelle. Dans le premier cas, il se différencie dans cette sorte de procambium secondaire dont nous avons constaté la formation plus haut (*Hyoscyamus niger*), et qui est d'origine médullaire, car les trachées primitives se forment aux dépens des cellules les plus internes du procambium primitif.

Les mêmes faits se reproduisant dans toutes les Solanées que j'ai étudiées, je crois devoir borner ma démonstration — pour éviter des répétitions inutiles — aux quatre plantes que je viens de passer en revue.

ASCLÉPIADÉES.

En raison de la parenté que présentent les Apocynées et les Asclépiadées, M. Hérail (*loc. cit.*, p. 70) les réunit dans les mêmes conclusions relativement à l'origine du liber interne, et il cite les tiges jeunes de *Nerium Oleander* dans lesquelles le liber interne est très éloigné du bois et se présente en paquets isolés dans la moelle.

J'ai cru devoir étendre mes observations à un plus grand nombre de plantes de ces deux familles, que je sépare dans mes descriptions, en raison des faits indiqués plus haut.

Asclepias Douglasii. — Au moment où les cotylédons se séparent de l'axe hypocotylé, on ne trouve dans le cylindre central qu'un arc de procambium qui occupe la place des faisceaux disparus et qui produit, aux points correspondant à l'insertion des premières feuilles, quelques trachées primitives à son bord le plus interne, et quelques groupes libériens externes opposés aux premières formations ligneuses. Le liber interne ne se forme qu'un peu plus tard aux dépens des cellules issues des cloisonnements postérieurs des cellules médullaires avoisinant les trachées primitives.

On trouve des faits analogues dans le bourgeon terminal, mais ici les phénomènes de différenciation sont plus rapi-

des, et, à ce titre, ils méritent de nous arrêter un instant.

Le procambium forme un arc continu au pourtour du cylindre central; il est constitué par plusieurs assises de cellules très petites à l'état de division rapide, toutes semblables au début, mais constituant bientôt une portion externe, une portion moyenne et une portion interne bien distinctes les unes des autres.

La portion externe est formée par des cellules très petites séparées par des cellules plus grandes : les premières donnent les premiers tubes criblés, et les secondes le parenchyme libérien.

La portion moyenne est constituée par des cellules polygonales un peu plus grandes que les précédentes, régulièrement disposées à la fois en séries rayonnantes et en séries concentriques : elles affectent par conséquent — à ce stade où l'on a peine à trouver quelques éléments différenciés dans la partie externe — les caractères du cambium, et c'est, en effet, un arc complet de cambium qui s'est constitué tout autour du cylindre central.

Quant aux cellules formant la région interne du procambium, elles ont à peu près les caractères de celles de la portion externe; les plus internes d'entre elles fournissent, en différents points du pourtour du cylindre médullaire, quelques trachées primitives.

Rien encore à ce stade n'indique que la tige possédera plus tard du liber interne, et l'on voit bien qu'aucune des parties du procambium primitif ne pourra fournir les éléments de cette formation.

Ce seul fait montre que le liber interne ne peut être donné que par les cloisonnements et la différenciation ultérieure des cellules de la moelle, et c'est, en effet, ce que l'on observe bientôt.

Les cellules les plus externes de la moelle, c'est-à-dire celles qui touchent, soit aux trachées primitives, soit aux cellules internes du procambium, non encore différenciées, se cloisonnent en de nombreux points du pourtour du

cylindre médullaire et fournissent autant de groupes criblés internes qui sont accolés aux trachées primitives et distribués d'une façon irrégulière dans les espaces qui séparent deux de ces trachées.

Les autres plantes que j'ai étudiées dans cette famille (*Periploca græca*, *Vincetoxicum officinale*, etc.) ayant présenté des phénomènes analogues, il est permis de conclure que, malgré la rapidité de la formation du liber interne et son voisinage immédiat du bois, ce tissu apparaît postérieurement aux autres éléments des faisceaux conducteurs et qu'il a une origine exclusivement médullaire.

APOCYNÉES.

Le liber interne se forme moins rapidement dans l'axe épicotylé et dans le bourgeon terminal d'*Amsonia latifolia* que dans les parties correspondantes d'*Ascl. Douglasii*.

Si, en effet, l'on examine l'axe épicotylé de cette Apocynée au moment où la première feuille commence à s'étaler, on observe tout autour de la moelle un arc procambial dont les cellules ont une activité plus grande aux points correspondant aux premières feuilles. En certains endroits de cet arc, on voit se différencier rapidement et en même temps les trachées primitives et les premiers groupes libériens externes. Comme toujours ces éléments primordiaux du faisceau se forment les uns à la partie la plus externe, les autres à la partie la plus interne du procambium.

Il n'y a pas encore de liber interne à ce stade, mais les cellules médullaires accolées aux trachées primitives se cloisonnent au voisinage seulement de ces éléments et non comme dans *Asclepias Douglasii* en des points variables du pourtour de la moelle (fig. 28).

Lorsque la première feuille est plus grande, les cellules issues de ces cloisonnements médullaires sont déjà différenciées en groupes libériens internes dont la formation, ainsi qu'on le voit, est bien postérieure à la formation des autres éléments des faisceaux. Inutile aussi de faire remarquer

avec quelle netteté le liber interne paraît d'origine médullaire dans cette plante.

On observe des faits analogues dans le bourgeon terminal où le mode de formation du liber interne est tout aussi net. Le procambium différencie de bonne heure à sa région interne et à sa région externe, les trachées et les groupes libériens externes primitifs; entre ces éléments différenciés il s'organise en cambium.

Le liber interne n'apparaît qu'un peu plus tard et il a son origine dans le procambium secondaire, qui se forme dans les points où les cellules médullaires touchent aux trachées primitives.

Je puis en dire autant des autres Apocynées que j'ai étudiées (*Vinca*, par exemple). Dans *Vinca major*, la limite est très nette au début entre le procambium et la moelle. Le procambium différencie ses régions interne et externe en éléments ligneux et libériens, puis une cellule médullaire accolée à la première trachée se cloisonne longitudinalement plusieurs fois et se différencie aussitôt en un premier groupe libérien interne (fig. 29).

La différenciation est donc plus rapide ici que dans *Amsonia*, mais c'est la seule différence notable qu'il soit possible d'observer dans l'origine du liber interne entre ces deux plantes.

CONVOLVULACÉES.

Les phénomènes de la production du liber interne dans le premier entre-nœud épicotylé et dans le bourgeon terminal sont identiques dans *Convolvulus tricolor*, quoique un peu plus rapides dans cette dernière partie de la plante.

M. Hérail (*loc. cit.*, p. 71) avait constaté simplement que « le liber interne apparaît un peu plus tard que les autres éléments des faisceaux dans les Convolvulacées; l'*Ipomœa cordigera* jeune n'a même pas de liber interne. »

C'est exact, et je puis ajouter que la formation du liber interne dans ces plantes est relativement si tardive, que

toutes les tiges en sont dépourvues pendant quelque temps.

Ainsi, dans *C. tricolor*, le procambium est nettement différencié de bonne heure en arc continu et de bonne heure aussi il forme aux dépens de ses cellules les plus internes quelques trachées primitives irrégulièrement distribuées autour de la moelle et quelques groupes libériens externes qui leur sont opposés et qui sont situés au voisinage immédiat du péricycle. Mais à ce stade, on n'observe encore aucun élément libérien interne ni même aucune trace de cloisonnements de cellules médullaires (fig. 30) ; par conséquent cette portion de la tige est dépourvue de liber interne.

Plus tard, en face des trachées primitives, de petits méristèmes locaux s'organisent par le procédé que j'ai déjà indiqué pour d'autres plantes et bientôt ces méristèmes se différencient en groupes libériens internes.

L'indépendance du liber interne et des autres éléments des faisceaux, ainsi que son origine exclusivement médullaire, sont très nettes dans cette plante.

Le premier entre-nœud épicotylé d'*Ipomea leucantha*, considéré au moment où la première feuille commence à s'étaler, présente des faits analogues.

Ce premier entre-nœud montre un anneau de procambium faisant tout le tour de la moelle. Les trachées primitives s'y différencient bien vite, mais toujours aux dépens des cellules qui touchent aux cellules médullaires.

Dans la partie la plus externe de ce même procambium, on voit au même moment apparaître un grand nombre de groupes libériens très petits, les uns opposés aux trachées primitives, les autres disséminés d'une façon irrégulière dans les espaces compris entre ces trachées.

Mais à ce stade, il n'y a pas encore de liber interne différencié. Cependant on observe que, en face des trachées primitives, les cellules médullaires se cloisonnent activement et produisent un méristème local dans lequel vont se différencier les groupes libériens internes ainsi qu'on le voit dans des entre-nœuds épicotylés un peu plus âgés.

Dans ces entre-nœuds, en effet, on observe qu'aux trachées primitives se sont adjoints un ou deux vaisseaux et qu'à ce moment les méristèmes locaux situés en face des jeunes faisceaux ligneux ont différencié leur partie la plus interne en groupes libériens internes relativement plus développés que les groupes du liber externe. Entre ces groupes libériens et les trachées primitives, quelques cellules de méristème continuent à se cloisonner sans se différencier immédiatement : elles donneront plus tard de nouveaux groupes libériens internes.

La figure 31 résume cette courte description.

Il n'est point utile de revenir sur l'indépendance du liber interne et sur l'origine médullaire de ce tissu, qui sont aussi évidentes dans le premier entre-nœud épicotylé d'*Ipomea leucantha* que dans le bourgeon terminal de *Convolvulus tricolor*.

Cela étant démontré, je ferai simplement remarquer que la formation du liber interne est relativement tardive dans les Convolvulacées et que ce tissu se forme toujours en face des faisceaux ligneux déjà constitués.

MYRTACÉES.

L'étude des Myrtacées a montré à M. Hérail (*loc. cit.*, p. 70) que le liber interne est d'origine médullaire dans cette famille, mais il ne cite pas d'exemple à l'appui de son opinion.

Dans son important mémoire, M. Lignier (*loc. cit.*, p. 309) dit que le liber interne des Myrtées et des Leptospermées est en grande partie d'origine secondaire et que sa zone cambiale est contiguë au bord interne de la couronne ligneuse. Il affirme ainsi, à mon avis, l'origine médullaire de ce tissu.

Je suis arrivé aux mêmes conclusions que mes deux savants prédécesseurs, et il me suffira de citer les observations que j'ai faites dans le premier entre-nœud épicotylé et dans le bourgeon terminal du *Callistemon lanceolatum*.

Dans ces deux parties de l'axe, les formations du liber externe, du bois et du liber interne sont très rapides, et en n'étudiant que des préparations isolées, on pourrait douter de l'origine médullaire du liber interne.

Le procambium est nettement différencié de bonne heure ; il fournit les trachées primitives à son bord le plus interne et les premiers groupes libériens au voisinage du péricycle, qui transforme de bonne heure quelques-uns de ses éléments en fibres libériennes très grandes et disposées en petits paquets. Le cambium fonctionne activement entre le bois et le liber externe.

Mais en même temps, le liber interne a apparu à la suite de cloisonnements et de différenciations des cellules médullaires avoisinant les trachées primitives. Entre les premiers groupes libériens internes et ces derniers éléments, quelques cellules issues des cloisonnements de la moelle continuent à se diviser en tous sens et elles produisent à cette place une sorte de procambium, dont les cellules ont à peu près la forme et les dimensions des cellules du procambium primitif.

C'est ce tissu, intercalé entre les trachées primitives et les premiers groupes libériens internes, qui peut faire douter de l'origine médullaire de ces derniers groupes. Il n'en est rien, ainsi qu'on vient de le voir (fig. 32), et les doutes exprimés par M. Petersen dans l'étude de *Melaleuca densa* n'ont plus de raison d'être.

ŒNOTHÉRACÉES.

Les Œnothéracées sont signalées par M. Hérail (*loc. cit.*, p. 70), comme des plantes dans lesquelles le liber interne apparaît en même temps que le liber médullaire, quoiqu'il prenne naissance en dehors du méristème aux dépens duquel se différencient les faisceaux libéro-ligneux. Mais ce botaniste ne signale aucun exemple précis.

En revanche, M. Petersen (*loc. cit.*), à propos du développement des tissus dans *Œnothera odorata*, se demande

si le liber externe naît à la périphérie de la moelle ou dans le cercle vasculaire.

Les recherches que j'ai faites à ce sujet dans diverses plantes de cette famille, notamment dans *Œnothera biennis*, *Œnothera longiflora* et *Epilobium spicatum*, m'ont démontré que les conclusions de M. Hérail sont exactes.

Dans *Œnothera longiflora*, le bourgeon terminal présente un anneau de procambium qui donne de bonne heure les trachées primitives et les premiers groupes libériens externes, à la suite des différenciations de ses cellules les plus internes et les plus externes. Le liber interne ne se montre qu'un peu plus tard et il a son origine dans les cloisonnements ultérieurs dont sont le siège les cellules médullaires situées au voisinage et en face des trachées primitives. Il se constitue ainsi dans cette plante, en certains points du pourtour de la moelle, de petits procambiums locaux qui différencient, à leur partie la plus interne, les premiers groupes criblés internes. Plus tard la différenciation gagne les cellules qui séparent ces groupes criblés des premières trachées des faisceaux ligneux, mais quelques-unes de ces cellules ne se différencient point et au contraire se cloisonnent quelque temps pour augmenter plus tard l'importance des faisceaux libériens internes. Le liber interne est, en effet, dans les Œnothéracées, bien plus développé que le liber externe dans les premiers entre-nœuds situés au-dessous du bourgeon terminal.

Des faits analogues s'observent aussi dans *Epilobium spicatum*, où l'on voit les premiers groupes criblés internes séparés des trachées primitives par six ou sept assises de cellules issues de l'activité des cellules médullaires externes (fig. 33).

La démonstration de l'origine médullaire du liber interne est au reste aussi nette dans *Fuchsia corymbiflora*.

THYMÉLACÉES.

Il est difficile, au premier abord, de se prononcer nette-

ment sur l'origine première du liber interne dans cette famille. En effet la plus grande partie de la moelle prend de bonne heure des caractères particuliers déjà signalés par M. Petersen, caractères qui sont une difficulté sérieuse dans les recherches de l'origine du liber interne.

J'ai étudié spécialement *Daphne laureola* à ce dernier point de vue.

Dans cette plante toutes les cellules parenchymateuses épaississent très fortement leurs membranes et prennent l'apparence de massifs collenchymateux. Mais dans la moelle on peut distinguer nettement deux régions : 1° une région centrale, la plus développée, dans laquelle les cellules collenchymateuses laissent entre elles de nombreuses lacunes ; 2° une région périphérique à cellules encore collenchymateuses, mais plus petites, intimement unies les unes aux autres, sans lacunes.

Cette dernière région a, par la dimension et la forme de ses éléments, les caractères du procambium. Mais ce n'est point cependant une partie de ce tissu. En effet, l'étude de l'origine des éléments conducteurs des faisceaux libéro-ligneux montre qu'ici, comme dans tous les cas que j'ai examinés, les trachées primitives se constituent aux dépens des cellules les plus internes du procambium et les premiers groupes criblés externes aux dépens des cellules les plus externes de ce tissu. Les cellules médullaires situées à la périphérie du cylindre central médullaire se divisent activement dès l'apparition des trachées primitives, et de leurs cloisonnements successifs résulte cette portion externe qui, avant de prendre l'aspect d'un tissu collenchymateux, différencie quelques-uns de ses éléments en groupes libériens internes.

Ainsi, malgré la rapidité de l'évolution de cette partie de la moelle, on peut encore saisir les stades intermédiaires pendant lesquels se forme le liber interne, qui, on le voit, est d'origine médullaire.

CONCLUSIONS.

Les résultats que j'ai exposés dans cette partie de mon travail montrent l'exactitude des conclusions de M. Hérail (*loc. cit.*, p. 72) et elles étendent ces conclusions à la famille des Cucurbitacées, qui avait trouvé une place à part dans les recherches de cet auteur.

La dénomination de bicollatéralité, très commode pour exprimer les relations des éléments conducteurs dans les faisceaux à double liber, doit donc être entièrement rejetée si l'on ne veut tenir compte que de l'origine de ces éléments.

C'est là une première conclusion, dont l'importance est grande, puisqu'elle a pour objet de faire rentrer la formation du liber interne de cette famille dans cet ordre de faits généraux qui montrent que cette formation anormale est le résultat d'une évolution postérieure de quelques cellules du parenchyme conjonctif central, et non des éléments du procambium primitif formateur des faisceaux à bois et à liber externe.

La dénomination de *liber médullaire*, proposée par M. Hérail, mérite d'être prise en considération, puisqu'elle indique à la fois la position et l'origine première de cette formation.

Mais les résultats de cette étude ont un autre intérêt.

Si en effet l'on compare entre elles les diverses plantes qui sont pourvues de liber interne, on voit que ce tissu, en outre qu'il se forme plus ou moins tôt par rapport aux autres éléments conducteurs, présente avec ces derniers des relations variables dont les deux termes extrêmes sont une dépendance entière, ou une indépendance absolue. Tandis que dans les Cucurbitacées il s'oppose au bois et au liber externe, formant avec eux un seul groupe vasculaire, dans les autres familles, il est plus ou moins rapproché des faisceaux libéro-ligneux, ou placé entre ces faisceaux sans aucune régularité.

Ce sont là, à mon avis, des caractères intéressants en ce

qu'ils montrent des stades divers de l'évolution de ce tissu. Il est évident que les groupes vasculaires les plus propres à remplir leur rôle sont ceux des Cucurbitacées et que c'est une tendance générale du liber interne de se rapprocher du groupe libéro-ligneux, formé avant lui, ou à peu près en même temps que lui, suivant les cas.

On peut donc concevoir — mais les exemples que j'ai donnés ne suffisent pas entièrement à consacrer cette manière de voir — toutes les transitions entre un liber interne, se constituant dans la moelle par petits groupes isolés les uns des autres et des faisceaux, et le liber interne des Cucurbitacées concentré au voisinage le plus immédiat du bois et du liber externe. On passerait ainsi d'une indépendance primitive, absolue, à une dépendance secondaire, acquise, dont cette dernière famille est le meilleur exemple.

La question, examinée à ce point de vue, se réduirait à ceci : une cause physiologique indéterminée a produit dans la moelle des cloisonnements cellulaires, qui ont eu pour résultat ultérieur la constitution d'un premier groupe libérien, ou de plusieurs groupes libériens ; ce caractère s'est accentué peu à peu de façon à rendre définitive cette formation accidentelle, elle-même en voie de perfectionnement.

Cette manière de voir est appuyée par les différences considérables que nous avons observées jusqu'ici dans le moment de l'origine du liber interne, et dans la disposition de cette formation dans l'axe hypocotylé, les cotylédons et la tige, d'un côté, et d'un autre côté par son mode uniforme dans l'origine première. Aussi je crois qu'elle méritait d'être exposée.

II. — FEUILLES.

L'étude des bourgeons terminaux bien développés permet de faire en même temps l'étude des feuilles qui se trouvent à divers états de développement, suivant leur distance du sommet même de ces bourgeons. Dans une série

de sections transversales, en effet, on peut étudier les principaux stades de la différenciation des éléments des feuilles et reporter ces stades à une même feuille.

Avant de passer aux résultats de cette étude, je rappellerai que les feuilles constituent leur épiderme aux dépens de l'épiderme de la tige et leur parenchyme aux dépens du parenchyme cortical. Les feuilles, même déjà relativement grandes, présentent simplement quelques assises de cellules parenchymateuses recouvertes de tous côtés par l'épiderme supérieur et inférieur, toutes en voie de division rapide. Ce n'est qu'à un stade assez avancé et à une distance variable du sommet de la tige que quelques cellules du parenchyme de la lame foliaire, situées vers son milieu, constituent un procambium local par des cloisonnements très actifs : ce procambium donnera ensuite, par une différenciation ultérieure, les éléments conducteurs des faisceaux médians du pétiole et de la nervure médiane.

Ici, comme pour la tige, l'on peut dire que si le liber interne — devenu par sa position le liber supérieur de la feuille — appartient au faisceau libéro-ligneux au même titre que le bois et le liber externe, il devra se former aux dépens du même méristème. Je dois dire immédiatement que je n'ai jamais pu observer une feuille dont le liber interne se constitue aux dépens de ce procambium primitif : le liber interne apparaît toujours, au contraire, postérieurement aux autres éléments des faisceaux libéro-ligneux et toujours aussi il a son origine dans le cloisonnement de quelques cellules du parenchyme supérieur qui semblaient avoir acquis leurs caractères définitifs.

Ce fait a, par sa généralité, une très grande importance : la feuille étant un appendice de la tige est considérée à bon droit comme une différenciation locale et postérieure de cet organe; aussi les modifications que subit la tige doivent-elles être plus lentes à s'effectuer en elle. C'est là une conclusion nécessaire de mes recherches à ce sujet.

Cucurbitacées. — L'étude de l'origine des divers éléments

des faisceaux conducteurs dans l'axe hypocotylé, les cotylédons et la tige de ces plantes nous a démontré que, quelque grande que soit la rapidité de la différenciation de ces éléments, il est cependant possible de saisir quelques stades propres à faire voir que le liber interne apparaît un peu postérieurement au liber externe et au bois.

Les mêmes stades peuvent être mis en évidence dans la formation des éléments des faisceaux pétiolaires et foliaires des Cucurbitacées; l'étude de la feuille de *Cucurbita maxima* est particulièrement intéressante à cet égard et je ne rapporterai que les résultats qu'elle m'a donnés à cause de leur similitude avec ceux que j'ai obtenus dans l'étude des feuilles des autres plantes de la même famille.

Je passe sous silence les premiers états que présentent les feuilles de *C. maxima*, dans lesquels je n'ai constaté rien de particulier, pour arriver au moment où le parenchyme foliaire commence à se cloisonner par places pour fournir les méristèmes locaux d'où naissent les faisceaux de la feuille.

A ce moment la feuille se présente sous la forme d'une lame largement attachée à la tige. Le plan médian qui détermine sa symétrie rencontre vers l'extrémité de la lame foliaire opposée à l'insertion un massif de méristème — le premier qui apparaît — dans lequel on ne tarde pas à voir se différencier les premiers éléments ligneux et les premiers éléments libériens externes. Les trachées primitives se forment dans la région de ce méristème la plus rapprochée de la tige, et à ce stade on n'observe aucune trace d'éléments libériens internes, lesquels naîtront un peu plus tard comme dans les faisceaux du premier entrenœud épicotylé par suite de l'extension du méristème vers la base de la feuille.

Le plan médian laisse de chaque côté de la lame foliaire trois méristèmes de formation postérieure à celle du méristème médian et qui vont en diminuant d'importance vers la base de la feuille.

Cette régularité dans l'ordre de formation des méristèmes latéraux n'est cependant qu'apparente, car, en réalité, le

parenchyme foliaire se cloisonne primitivement en trois points seulement du limbe, c'est-à-dire tout d'abord suivant le plan médian (futur faisceau impair), puis en face de deux protubérances situées vers le milieu de la longueur du limbe, ce qui fait que pendant un stade excessivement court, la feuille présente, comme le cotylédon, trois méristèmes, dont un impair et médian et deux latéraux, symétriques (fig. 35).

Dans l'espace parenchymateux qui sépare ces trois méristèmes, on observe tout aussitôt des cloisonnements locaux qui produisent entre les méristèmes latéraux et le médian, deux nouveaux méristèmes symétriques qui conservent quelque temps, par leur importance moindre, leurs caractères de formation postérieure.

Plus tard enfin entre les méristèmes latéraux les premiers formés et la base de la feuille deux nouveaux méristèmes se constituent.

Partout on observe les mêmes faits au point de vue de la différenciation des cellules de ces divers méristèmes : ce sont les éléments les plus rapprochés du plan médian qui donnent les premières trachées et le liber interne n'apparaît que plus tard, à la suite des cloisonnements du parenchyme adjacent.

J'ai représenté dans la figure 36 ce stade où la feuille présente sept méristèmes dont l'âge ressort nettement par l'importance même des massifs que forme chacun d'eux, et dans la figure 35 un stade plus jeune où l'on ne trouve que les trois méristèmes primitifs.

Dans les feuilles plus âgées, les faisceaux diminuent régulièrement d'importance à partir du faisceau médian jusqu'à la base où d'autres faisceaux sont en voie de formation.

Ainsi qu'il résulte de la comparaison de ces faits avec ceux que nous a montrés l'étude de l'axe hypocotylé et de la tige, le liber interne apparaît dans la feuille, comme dans les autres organes des Cucurbitacées, après les autres éléments des faisceaux et aux dépens d'un tissu procambial de formation secondaire.

Solanées. — L'étude de la feuille des Solanées est très instructive au point de vue de l'origine du liber interne, non seulement parce que ce tissu se forme entièrement en dehors du procambium foliaire, mais aussi parce qu'on trouve fréquemment, soit dans les ailes du pétiole, soit dans les parties latérales du limbe, de petits faisceaux libéroligneux de formation secondaire, qui se montrent absolument dépourvus de tout élément libérien interne.

Prenons pour premier exemple la feuille de *Hyoscyamus niger*.

Les feuilles, dans cette plante, apparaissent tout d'abord comme de petits massifs cellulaires arrondis constitués par un épiderme extérieur ayant 5, 6, 7 cellules et par 2, 3 cellules de parenchyme : toutes ces cellules ont à peu près les mêmes formes et les mêmes dimensions et leur caractère commun est de se cloisonner activement, les cellules épidermiques dans le sens radial et les cellules parenchymateuses dans tous les sens. L'activité des cloisonnements est pourtant plus accentuée en deux points opposés du massif foliaire, et elle a pour résultat de produire de bonne heure deux petites ailes latérales qui sont l'indication première du limbe de la feuille.

Bientôt la feuille est constituée par un parenchyme formé de 3 ou 4 assises de cellules, non différenciées d'une extrémité du limbe à l'autre extrémité et d'un épiderme montrant 2 ou 3 stomates en formation à sa face inférieure.

A partir de ce stade l'activité des cloisonnements cellulaires se manifeste plus nettement au centre de cette jeune feuille que dans les autres parties : il se produit ainsi un massif de méristème local à cellules très petites qui ne tardent pas à se différencier en éléments conducteurs.

Le premier élément qui apparaît est une trachée primitive représentée dans la figure 37 avec le reste du méristème non encore différencié, mais dans lequel on ne tarde pas à voir les premiers groupes libériens externes. Il est à remarquer qu'il n'y a plus de place dans ce méristème pour

la formation du liber interne, qui, en tout cas, est indépendante de la formation des autres éléments du faisceau.

La suite du développement des faisceaux conducteurs foliaires accentue encore cette différence et cette indépendance d'origine.

Le méristème s'accroît par suite des cloisonnements dont sont le siège les cellules parenchymateuses latérales avoisinant la trachée primitive ; de nouveaux éléments ligneux et libériens externes se différencient à droite et à gauche des éléments primordiaux et ils se disposent en un arc dont la partie centrale est occupée par la première trachée. Cet arc continue à s'étendre par ses extrémités, et il est déjà relativement très étendu lorsque les éléments libériens internes se forment pour compléter le faisceau.

Ces éléments libériens naissent du parenchyme supérieur du massif foliaire dont les cellules, après s'être cloisonnées activement, se sont différenciées ensuite en petits groupes libériens.

Il résulte de cette description rapide que le liber interne ne se constitue dans les feuilles d'*H. niger* qu'après les autres éléments des faisceaux et qu'il a son origine, non dans le procambium destiné à fournir le bois et le liber externe, mais dans une sorte de procambium secondaire qui provient lui-même des cloisonnements ultérieurs de quelques cellules du parenchyme foliaire supérieur.

Si l'on étudie un pétiole d'une feuille adulte, on retrouve encore des traces de l'origine différente des éléments du faisceau. Les groupes libériens internes sont séparés des séries ligneuses par plusieurs assises de cellules et ils ne se rejoignent pas aux groupes libériens externes aux extrémités de l'arc ligneux.

Mais il est encore un fait qui vient à l'appui de ma démonstration.

Le pétiole présente sur ses côtés deux petits massifs collenchymateux dans chacun desquels s'est constitué un faisceau libéroligneux à éléments petits et serrés les uns

contre les autres. Or ce faisceau ne présente aucun élément libérien interne ou supérieur, sans doute parce que les cellules du parenchyme avoisinant ont pris de bonne heure des caractères définitifs qui ne leur permettent plus de se cloisonner.

Enfin, si l'on suit les faisceaux aux extrémités de la nervure médiane ou des nervures secondaires, on observe que le liber supérieur s'efface rapidement, ce qui est en rapport avec la différence d'origine des divers éléments des faisceaux libéroligneux.

Avant de passer à l'étude de l'origine du liber interne dans d'autres plantes de cette famille, je dois encore citer un exemple remarquable de formation de faisceaux libéroligneux à liber externe seulement présenté dans *Nierenbergia rivularia*.

Le pétiole des feuilles de cette Solanée est légèrement ailé et chacune des ailes présente un faisceau libéroligneux qui lui est propre, car, à aucun niveau, il ne présente d'anastomoses avec l'arc libéroligneux occupant le centre du pétiole.

J'ai pu suivre l'origine des éléments de ces faisceaux et j'ai constaté la formation d'un méristème local résultant du cloisonnement répété d'une ou de deux cellules parenchymateuses. Les petites cellules de ce méristème se différencient, après sa constitution, les uns en éléments ligneux et les autres en éléments libériens externes ou inférieurs. Mais le massif méristématique est nettement séparé du reste du tissu parenchymateux par une assise de cellules qui le protègent extérieurement et qui, après la constitution du faisceau, ne se cloisonnent plus.

Il en résulte qu'il ne s'y forme jamais de groupes libériens internes ou supérieurs. Ce fait, rapproché de plusieurs autres, notamment de celui qui est indiqué dans le pétiole d'*H. niger*, mérite d'être retenu.

La formation des faisceaux libéroligneux du pétiole et du limbe est, dans toutes les Solanées que j'ai étudiées, analogue à la formation des mêmes faisceaux de *Hyoscyamus niger*

et je ne crois pas devoir insister aut rement surce point.

Mais je dois faire remarquer, à l'aide de quelques exemples pris pour ainsi dire au hasard, que, dans les feuilles adultes, le liber interne ou supérieur conserve encore des traces de son origine, qu'il est facile de mettre en relief.

Si l'on examine les feuilles complètement développées de *Nicotiana Tabacum*, on observe que, dans l'arc libéroligneux pétiolaire, le bois est formé par de nombreuses séries de vaisseaux séparées par des cellules parenchymateuses et que le liber forme une couche complète autour des éléments ligneux.

Le liber externe ou inférieur est constitué par un grand nombre de petits groupes criblés séparés du bois par un cambium qui fonctionne activement. Le liber interne ou supérieur est formé de groupes criblés moins nombreux, mais plus développés, les uns à peine séparés des premières trachées par une ou deux cellules de parenchyme, les autres séparés du bois par six ou huit assises cellulaires. Ce sont ces derniers, sans doute, qui avaient permis à M. Hérail d'affirmer que le liber interne de cette plante se forme postérieurement aux autres éléments du faisceau.

Le liber inférieur possède quelques fibres libériennes isolées et peu nombreuses; dans le liber supérieur, il n'y a pas de fibres proprement dites, mais quelques cellules de parenchyme ont épaissi leurs membranes, de préférence vers le milieu d'un groupe libérien. Cette disposition toute particulière des éléments de soutien résulte de l'union de deux ou plusieurs groupes libériens en un seul, avec épaississement ultérieur des cellules parenchymateuses qui les séparaient au début.

On retrouve les mêmes caractères et la même disposition des éléments conducteurs assez loin dans la nervure médiane; mais à mesure qu'on se rapproche davantage de l'extrémité du limbe, on voit disparaître d'abord les groupes libériens supérieurs les plus rapprochés du bois en même temps que le cambium s'efface progressivement. Ce qui reste des

groupes libériens supérieurs disparaît aussi bientôt, puis vient le tour des groupes libériens externes.

Si l'on passe à l'étude des différentes espèces du genre Solanum (*S. nigrum*, *laciniatum*, par exemple), on observe des faits analogues.

Ainsi, dans le pétiole de *S. laciniatum*, le liber entoure complètement l'arc ligneux, par suite de la différenciation en groupes ligneux de quelques cellules parenchymateuses situées aux extrémités de cet arc. Mais le liber supérieur, relativement beaucoup plus développé que le liber inférieur, est séparé des éléments ligneux par deux, trois, quatre assises de cellules parenchymateuses, ce qui montre bien qu'il conserve dans la feuille adulte les caractères de tissu indépendant qu'il montre dans les feuilles jeunes.

Je borne ma démonstration à ces seuls exemples parce que, dans les autres Solanées, on retrouve, avec quelques différences de détail peu importantes, les mêmes caractères généraux qui montrent la formation postérieure du liber supérieur et son origine nettement indépendante de l'origine des autres éléments des faisceaux libéroligneux.

Les faits que j'ai exposés relativement à l'origine du liber interne ou supérieur des faisceaux foliaires des Cucurbitacées et des Solanées me permettent d'être très bref pour les plantes d'autres familles que j'ai étudiées à ce point de vue, car partout je suis arrivé aux mêmes conclusions.

Partout, en effet, le liber interne, dans la feuille, se forme postérieurement aux autres éléments des faisceaux, et partout aussi il s'organise comme dans *Hyoscyamus niger*.

Pour fixer les idées à cet égard, prenons l'exemple de *Fuchsia corymbiflora*, choisi parmi les plantes dont l'axe hypocotylé et les cotylédons sont dépourvus de liber interne, au moins aux différents stades où j'ai étudié ces organes.

Dans cette plante (fig. 38), on voit que les premiers éléments ligneux et les premiers groupes de liber externe sont

déjà nettement différenciés dans le procambium formateur, alors qu'on n'observe à la face supérieure de la feuille aucun élément libérien interne.

Ce n'est que plus tard — et par le même procédé que j'ai décrit dans *H. niger* — que le liber interne s'organise.

Il en est de même dans *Convolvulus tricolor* (fig. 39).

Cependant, avant de quitter ce sujet, je dois rapporter quelques particularités que j'ai rencontrées çà et là, particularités qui me paraissent avoir une certaine importance au point de vue de la démonstration que j'essaie de faire dans ce travail.

Si, par exemple, l'on examine les premières feuilles qui apparaissent au-dessus des cotylédons dans *Œnothera biennis*, on observe que leurs faisceaux libéroligneux sont totalement dépourvus de liber interne. Cependant les feuilles qui naissent plus tard présentent cette formation, mais avec des caractères spéciaux.

Le liber interne, en effet, se constitue très tardivement vers les extrémités de l'arc libéroligneux largement étalé, et il est formé par de petits groupes criblés séparés des éléments ligneux par plusieurs assises de cellules parenchymateuses. Dans le grand intervalle qui se trouve entre les groupes libériens internes d'un côté et les groupes du même ordre du côté opposé, on n'observe aucun élément libérien.

Un fait plus remarquable encore est présenté par les feuilles de *Daphne laureola,* dont la tige possède de nombreux groupes libériens internes. Ces feuilles sont toujours totalement dépourvues de liber interne.

Suivons la formation des faisceaux libéroligneux de ces organes.

Vers le centre de la jeune feuille, les cellules parenchymateuses se divisent activement et produisent un massif procambial dans lequel ne tardent pas à se différencier les premiers éléments conducteurs. L'ordre de la différenciation de ces éléments est assez difficile à saisir, car, outre que le liber ne se reconnaît pas aisément par ses caractères ordinaires, dès

que la première trachée apparaît, quelques fibres libériennes se montrent à l'opposé du massif procambial.

Dans tout le parenchyme supérieur, on n'observe aucune trace de cloisonnement; au reste, ses cellules prennent de bonne heure leurs caractères définitifs en s'épaississant dans leurs angles (tissu collenchymateux de M. Petersen).

Le massif procambial primitif s'étend dans tous les sens par les cloisonnements répétés de ses éléments et de nouveaux vaisseaux se différencient à mesure à droite et à gauche de la trachée primitive.

Bientôt les éléments ligneux prennent la forme d'un arc concave vers l'intérieur, dans lequel la trachée primitive occupe le centre de la concavité, Le procambium se divise dès lors plus activement aux extrémités de l'arc, où l'on ne tarde pas à constater la présence de petits groupes libériens.

Dans le pétiole des feuilles adultes on retrouve ces mêmes formations avec les mêmes caractères; mais les faisceaux ligneux sont bien plus développés, car ils se composent de nombreuses séries de vaisseaux séparés par deux ou trois cellules de parenchyme.

Il n'y a toujours pas de liber interne.

Si, après ces constatations, on suit les faisceaux foliaires dans la tige, on voit que le liber interne ne s'incurve pas vers l'écorce et reste par conséquent tout entier dans le cylindre central d'un nœud au nœud suivant (fig. 40).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Le but poursuivi dans les recherches dont je viens d'exposer les principaux résultats était la détermination précise de l'origine morphologique du tissu libérien interne. En d'autres termes, je m'étais proposé de rechercher si le liber interne se développe aux dépens du tissu procambial formateur du bois et du liber externe ou aux dépens des cellules parenchymateuses avoisinant le procambium, c'est-à-dire : 1° des cellules médullaires périphériques de la tige et de l'axe hypo-

cotylé; 2° des cellules du parenchyme supérieur de la feuille et des cotylédons voisines de l'arc procambial libéro-ligneux.

Ainsi que je l'ai indiqué au début de ce travail, les botanistes qui m'ont précédé dans la recherche de l'origine du liber interne n'ont fait porter leurs études que sur l'origine de ce tissu dans la *tige* des plantes signalées comme présentant cette formation anormale. J'ai étudié, en outre, au même point de vue, l'*axe hypocotylé*, les *cotylédons* et les *feuilles* des Dicotylédones à double liber.

J'ai été ainsi amené à faire l'histoire du passage de la racine à la tige dans quelques exemples, soit que ce passage n'eût pas encore fait l'objet d'études spéciales, soit que les résultats que j'obtenais fussent en désaccord avec ceux qui avaient déjà été exposés. Dans tous les cas, cette histoire était indispensable pour la démonstration complète que j'avais en vue.

La détermination de l'origine morphologique du liber interne appelle tout d'abord la délimitation exacte entre le tissu procambial formateur du liber externe et du bois et le parenchyme qui lui est adjacent. Cette délimitation n'offre pas de difficultés, en général, car, outre que les premiers vaisseaux spiralés se différencient à la limite interne du procambium dans la tige et à la limite supérieure de ce même tissu dans les organes appendiculaires, les cellules procambiales, par leur petitesse et la rapidité de leurs cloisonnements, se distinguent nettement des cellules parenchymateuses voisines, plus grandes, à parois plus épaisses et dont les cloisonnements sont moins accentués, du moins tant qu'elles ne forment pas du tissu libérien. Or, il y a un intervalle toujours appréciable, quoique très minime dans certains cas, entre le moment où les premiers éléments ligneux apparaissent et le moment où les éléments libériens internes se forment. Grâce à ces divers caractères, l'observateur possède la précision nécessaire à ces questions d'origine de tissus.

La conclusion la plus générale que l'on puisse tirer de l'étude que j'ai entreprise dans les conditions que je viens de rappeler est qu'il faut considérer le tissu libérien interne

— quels que soient d'ailleurs ses caractères particuliers de structure — comme une formation anormale due à une évolution spéciale de quelques cellules parenchymateuses et indépendante de la formation du faisceau libéro-ligneux auquel ce tissu est adjoint.

Cette conclusion — déjà établie par M. Hérail — reçoit sa généralisation la plus large à la suite des observations que j'ai exposées relativement à l'*axe hypocotylé*, à la *tige*, aux *cotylédons* et *aux feuilles*.

1° Lorsque le liber interne apparaît dans l'*axe hypocotylé*, il se constitue de toutes pièces dans le parenchyme médullaire et non aux dépens du liber de la racine. Cette dernière assertion, due à M. Gérard, doit être rejetée, car outre que l'observation montre l'indépendance d'origine des deux libers de l'axe hypocotylé, le liber interne ne se constitue dans quelques cas (*Œnothera biennis*, etc.) qu'au-dessus de l'insertion des cotylédons, alors que tout le liber de la racine a formé le liber externe de la tige.

2° Dans la *tige* le liber interne apparaît soit au même moment que les autres éléments libéro-ligneux (Cucurbitacées), soit très tardivement (Basellacées). Entre ces deux cas extrêmes on observe tous les intermédiaires et très généralement un intervalle de durées diverses s'écoule entre la formation du faisceau normal et celle du tissu libérien interne. Ce tissu s'organise toujours dans la moelle, soit au voisinage des faisceaux et en opposition avec eux, soit à des profondeurs variables dans le parenchyme conjonctif central. Dans tous les cas, il est dû aux cloisonnements d'une ou de plusieurs cellules médullaires, car le procambium est utilisé jusqu'à sa limite la plus interne pour l'organisation du liber externe et du bois.

3° Dans les *cotylédons* et les *feuilles*, le liber supérieur se montre, au point de vue de son origine, tout aussi nettement indépendant que dans les organes précédents, car il peut faire totalement défaut alors qu'il est développé dans l'axe hypocotylé et dans la tige. Il se constitue toujours par des cloisonnements répétés et des différenciations ultérieures des

cellules parenchymateuses voisines de l'arc procambial, tout entier utilisé pour la formation du bois et du liber inférieur.

Qu'il me soit permis de terminer par une hypothèse cet exposé de faits relatifs à l'origine du liber interne.

Puisque ce tissu se montre partout et toujours comme produit par une évolution spéciale et en quelque sorte secondaire des cellules parenchymateuses, ne pourrait-on pas le considérer comme résultant d'une action particulière produite sur ces cellules par des conditions physiologiques jusqu'ici indéterminées?

L'étude que j'ai faite semble montrer que les Dicotylédones à double liber ont *acquis* le liber interne et, par conséquent, elle justifie en quelque sorte cette hypothèse, si hardie qu'elle puisse paraître. Cette hypothèse rentre, en outre, dans le cadre des théories généralement adoptées aujourd'hui, théories qui admettent que tous les êtres sont soumis aux lois de l'hérédité et de la variabilité et que les variations acquises dans le cours du développement deviennent héréditaires.

Le liber interne étant une de ces variations — l'étude de son origine morphologique nous a montré qu'il en a tous les caractères — ne pourrait-on pas retrouver les causes qui lui ont donné naissance?

Je ne puis, en terminant, que soumettre cette question à l'attention des physiologistes et souhaiter que mon modeste travail leur soit de quelque utilité.

EXPLICATION DES FIGURES

Toutes les figures portent les mêmes lettres, savoir : *e*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; *le*, liber externe; *li*, liber interne; *v*, vaisseaux primitifs; *v'*, vaisseaux ultérieurs; *m*, moelle; *c*, cambium.

Fig. 1-4. — Passage de la racine à l'axe hypocotylé dans *Cucurbita maxima*.

Fig. 1. — Moitié de section transversale du cylindre central d'une racine au-dessus de l'insertion des dernières radicelles.

La scission des faisceaux ligneux radiculaires est complète.

On observe quelques cloisonnements dans les cellules du parenchyme conjonctif central situées à l'intérieur des V ligneux (origine première du liber interne).

Fig. 2. — Section transversale du cylindre central à un niveau plus rapproché du talon.

Les 8 demi-faisceaux ligneux se sont unis deux à deux par leurs éléments les plus jeunes; les faisceaux libériens s'avancent vers le cylindre cortical en formant une étoile à 4 branches.

Les cloisonnements signalés dans la figure précédente sont plus accentués.

Fig. 3. — Section transversale de la même plante au niveau du talon.

Les faisceaux conducteurs sont devenus nettement bicollatéraux.

Le plan *ab* détermine la symétrie de l'axe hypocotylé à ce niveau.

Fig. 4. — Section transversale du cylindre central à un niveau plus élevé dans le talon.

L'asymétrie du cylindre central par rapport au plan précédent *ab* est nettement manifestée par la scission des faisceaux à double liber situés à gauche de la figure.

Fig. 5-7. — Passage de la racine à l'axe hypocotylé dans *Solanum nigrum*.

Fig. 5. — Moitié d'une section transversale du cylindre central radiculaire.

Les trachées primitives *v*, appliquées contre la couche rhizogène *p*, sont séparées du reste du massif ligneux *v'*.

Fig. 6. — Section transversale à demi schématisée du cylindre central de l'axe hypocotylé au début de l'apparition du liber interne *li*.

Fig. 7. — Portion de ce même cylindre central plus grossie (Verick, oc. I, obj. 6).

Une seule cellule médullaire est cloisonnée (origine du liber interne *li*).

Fig. 8. — Portion de section transversale du cylindre central de l'axe hypocotylé de *Nolana prostrata* (Vérick, oc. I, obj. 6).

Le liber interne forme un faisceau *li* très développé dans la moelle.

Fig. 9-11. — Sections transversales du cylindre central de l'axe hypocotylé de *Convolvulus tricolor*.

Fig. 9. — Dessin d'un demi-cylindre central de l'axe hypocotylé.

Formation de deux petits faisceaux ligneux à droite et à gauche d'un des 4 faisceaux radiculaires primitifs.

Fig. 10. — Portion du même cylindre central à 1 cent. environ de l'insertion des cotylédons.

Les faisceaux ligneux situés dans le plan *ab* sont simplement tassés sur eux-mêmes.

Les faisceaux libériens externes sont scindés chacun en deux moitiés.

Les faisceaux ligneux perpendiculaires au plan *ab* et les faisceaux ligneux de 2[e] formation repoussés vers l'extérieur tournent les uns sur les autres leurs éléments les plus âgés.

Fig. 11. — Réunion d'un faisceau ligneux perpendiculaire au plan *ab* avec un faisceau ligneux correspondant de 2[e] formation.

Fig. 12. — Coupe transversale de l'axe hypocotylé d'*Ipomea leucantha* au voisinage de l'insertion des cotylédons.

A droite et à gauche des sillons, on voit les faisceaux destinés aux cotylédons.

Le liber externe forme pour ainsi dire une couche continue autour du cylindre central; cette couche est plus épaisse en certains points.

Il n'y a pas trace de liber interne dans le parenchyme conjonctif central.

Fig. 13-15. — Sections transversales du cylindre central de la racine et de l'axe hypocotylé d'*Œnothera biennis* (Vér., oc. I, obj. 6).

Fig. 13. — Cylindre central radiculaire.

Les deux faisceaux ligneux se rejoignent au centre du cylindre.

Les faisceaux libériens sont à peine indiqués.

Fig. 14. — Portion du cylindre central de l'axe hypocotylé.

Il n'y a plus de trace des deux faisceaux ligneux précédents. Le bois *v* est constitué par de nombreux vaisseaux disséminés d'une façon irrégulière dans le parenchyme conjonctif central.

Le liber est mieux indiqué que dans la racine.

Fig. 15. — Portion du même cylindre central au voisinage de l'insertion des cotylédons.

Le bois est disposé en arcs réguliers; le liber externe en groupes *le*.

Il n'y a pas trace de liber interne.

Fig. 16. — Section transversale du cylindre central de la racine de *Fuchsia corymbiflora* au voisinage de l'axe hypocotylé.

Le péricycle *p* s'est cloisonné en face des faisceaux ligneux.

Fig. 17-18. — Cylindre central de l'axe hypocotylé d'*Asclepias Douglasii*.

Fig. 17. — Scission et écartement d'un faisceau ligneux radiculaire.

Pas de liber interne dans la moelle.

Fig. 18. — Faisceau libéro-ligneux à double liber; le liber interne est en voie de formation dans la moelle (*li*).

Le faisceau ligneux est rejeté vers l'intérieur par la division de la couche rhizogène. Le liber externe *le* est très développé.

Fig. 19. — Section transversale de la racine de *Lythrum Salicaria*.

On y observe le faible développement du liber externe.

Fig. 20. — Section transversale d'un cotylédon de *Cestrum Parqui*.

Pas de trace de liber interne.

Fig. 21. — Section transversale d'une partie de cotylédon adulte de *Convolvulus tricolor*.

Le liber interne *li*, abondamment développé, s'est formé dans le parenchyme supérieur du cotylédon et non dans le procambium primitif.

Fig. 22. — Section transversale de la partie centrale d'un cotylédon adulte d'*Œnothera biennis*.

On observe des groupes libériens externes *le* aux extrémités de l'arc ligneux, mais il n'y a pas de trace de liber supérieur.

Fig. 23. — Moitié de section transversale d'un cotylédon de *Fuchsia corymbiflora*.

Mêmes observations générales que pour la plante précédente.

Un massif collenchymateux, *co*, s'est formé aux extrémités de l'arc libéro-ligneux.

Fig. 24. — Faisceau jeune de *Bryonia dioica* (Vér., oc. I, obj. 6).

La trachée primitive *v* s'est différenciée à la partie la plus interne du procambium primitif. Les cellules du parenchyme avoisinant se cloisonnent activement et fournissent de bonne heure un procambium secondaire *li*, qui donnera le liber interne.

Fig. 25. — Portion du cylindre central d'une tige jeune d'*Hyoscyamus niger*.

Le liber interne *li* est situé quelquefois au voisinage immédiat du bois, mais en d'autres points il est très nettement inclus dans une cellule de la moelle.

Fig. 26. — Portion du cylindre central d'une jeune tige de *Solanum laciniatum*.

Le liber interne *li* se présente en groupes importants séparés des premiers éléments ligneux par plusieurs couches de cellules.

Fig. 27. — Portion du cylindre central d'une jeune tige de *Nicotiana Tabacum*.

Un groupe libérien interne *li* est en voie de formation dans la moelle.

Fig. 28. — Portion du cylindre central d'une jeune tige d'*Amsonia latifolia*.

Le parenchyme conjonctif central *c* est en voie de cloisonnement (origine du liber interne) au voisinage immédiat des premiers éléments ligneux.

Fig. 29. — Portion du cylindre central d'une tige de *Vinca major*.

Le liber interne *li* s'est développé au contact de la trachée primitive *v*.

Fig. 30. — Portion du cylindre central d'une jeune tige de *Convolvulus tricolor*.

Les trachées primitives *v* et le liber externe *le* sont nettement différenciés ; pas de trace de liber interne.

Fig. 31. — Portion du premier entre-nœud épicotylé d'*Ipomea leucantha*.

Le liber interne *li* est formé dans la moelle *m*.

Fig. 32. — Portion du cylindre central d'une tige de *Callistemon lanceolatum.*
f, fibres péricycliques.
Le liber interne *li* forme des groupes médullaires très développés.

Fig. 33. — Portion du cylindre central d'une tige d'*Epilobium spicatum*.
Le liber interne *li* s'est développé dans la moelle; il est séparé des trachées primitives *v* par plusieurs assises de cellules du parenchyme conjonctif central.

Fig. 34. — Partie du cylindre central d'une tige jeune de *Daphne laureola.*
Pas de trace de liber interne qui se forme un peu plus tard que les trachées primitives *v* dans la portion externe collenchymateuse de la moelle, portion dépourvue de lacunes.

Fig. 35. — Jeune feuille de *Cucurbita maxima.*
Elle montre trois méristèmes.

Fig. 36. — Feuille plus âgée de la même plante.
Les deux méristèmes latéraux du stade précédent sont séparés du méristème impair par deux nouveaux méristèmes. En outre, vers l'insertion de la feuille, on observe des cloisonnements qui produisent rapidement deux méristèmes de 3e formation.

Fig. 37. — Partie d'une feuille jeune d'*Hyoscyamus niger.*
Une trachée primitive *v* et un groupe libérien externe se forment dans le procambium primitif.
Pas de trace de liber interne et supérieur.

Fig. 38. — Partie centrale d'une jeune feuille de *Fuchsia corymbiflora.*
Mêmes observations que pour la plante précédente.
Il n'y a pas de liber supérieur, mais les cellules du parenchyme supérieur se sont cloisonnées pour former un procambium secondaire dans lequel le liber supérieur ne tarde pas à s'organiser.

Fig. 39. — Partie centrale d'une jeune feuille de *Convolvulus tricolor.*
Mêmes observations que pour *Hyoscyamus niger.*

Fig. 40. — Insertion d'une feuille de *Daphne laureola* sur la tige.
Le liber interne reste dans la tige.

RECHERCHES

SUR

LA CROISSANCE TERMINALE

DE LA TIGE DES PHANÉROGAMES

Par M. H. DOULIOT.

PREMIÈRE PARTIE

GYMNOSPERMES.

HISTORIQUE.

Les travaux relatifs à la croissance terminale de la tige chez les Gymnospermes sont peu nombreux et peu étendus; le résumé en a été fait par M. Dingler en 1882 (1), au commencement de son mémoire sur le même sujet.

Les premiers ont trait à l'embryon des Gymnospermes; ils datent de 1851 et sont dus à Hofmeister (2), qui a figuré et décrit le développement de l'embryon du *Pinus Strobus*, du *Pinus maritima*, du *Pinus sylvestris* et du *Juniperus communis*, et qui a mis en évidence l'analogie qu'il y a entre la cellule terminale de l'embryon de ces plantes et celle d'une Mousse ou d'un *Equisetum*.

(1) Dingler, *Ueber das Scheitelwachsthum des Gymnospermen-Stammes*, Munich, 1882.

(2) Hofmeister, *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Cryptogamen und der Samenbildung der Coniferen*, Leipzig, 1851.

En 1857, Hofmeister publie des Contributions à l'étude des Cryptogames vasculaires (1), où il signale dans le *Cupressus* une cellule terminale sous forme d'un tétraèdre à pointe très aiguë, comme dans l'*Acer* et le *Fraxinus* (2).

Hofmeister cite en outre le *Pinus Abies* (*Picea excelsa*), le *Pinus balsamea* (*Abies balsamea*) et le *Zamia longifolia* comme ayant une cellule terminale à trois faces; il va même jusqu'à en donner les dimensions. Dans son Anatomie générale, il compte les Abietinées et les Cycadées au nombre des plantes dont la tige est terminée par une cellule initiale unique, et figure le sommet du Cèdre avec une cellule pyramidale à trois faces, la pointe en bas; il est difficile de douter de l'exactitude de sa description et l'on peut lui attribuer la découverte de la croissance des Gymnospermes par les divisions d'une cellule terminale unique.

Depuis Hofmeister jusqu'à M. Dingler, personne n'a pu découvrir de cellule terminale unique dans les plantes adultes.

Le travail le plus récent appartient à M. Pfitzer (3); il a décrit la différenciation de la couche externe des cellules de l'*Abies pectinata*, du *Picea excelsa* et du *Pinus Pinsapo*.

Il découvre, près du sommet, des cloisons tangentielles et obliques caractéristiques, ces dernières lui paraissant en rapport avec le développement des feuilles.

Il observe également, dans les jeunes émergences foliaires, les cloisons tangentielles de l'assise superficielle des cellules de la tige, sans en tirer de conclusions.

M. Pfitzer est en outre le premier qui ait observé la cellule initiale de l'embryon dans un grand nombre d'autres Conifères, notamment dans le *Thuia occidentalis*.

Il décrit dans cette cellule terminale des cloisonnements obliques auxquels succèdent bientôt une cloison tangentielle,

(1) Hofmeister, *Beitræge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen* (*Abh. der Kgl. Sachs. Gesellsch. d. Wissensch.*, 1857).

(2) Dès à présent, je crois devoir faire une réserve au sujet de ces deux dernières plantes.

(3) Pfitzer, *Beitræge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen* (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, t. VIII, 1871).

donnant deux cellules filles dont l'externe continue à se cloisonner et engendre le *dermatogène* dont les limites sont d'ailleurs mal définies.

M. Strasburger (1) confirme les observations de M. Pfitzer sur des sujets jeunes et plus âgés ; d'après lui, la cellule terminale disparaît bientôt, sauf dans les Genévriers et le *Biota orientalis*.

Une contradiction s'élève entre M. Strasburger et M. Pfitzer sur des points de détail : pour tous les deux cependant, l'embryon des Abiétinées (*Pinus Pinaster*, *P. Laricio*, *P. sylvestris*, *Abies canadensis*) rappelle celui des Monocotylédones et fait exclure l'idée d'une cellule terminale unique (2).

Pour M. Strasburger, l'accroissement se fait comme dans l'embryon des Cupressinées après la perte de la cellule terminale ; il en est de même pour le *Taxus*. Dans le *Gingko*, M. Strasburger ne voit jamais de cellule terminale, dans l'*Ephedra*, rien de précis, et dans le *Welwitschia*, même développement que chez les Abiétinées.

Jusqu'ici il n'est question que des embryons.

Quant au sommet d'une tige en voie de croissance, M. Pfitzer n'y observe aucune cellule terminale génératrice. M. Strasburger, qui a observé une longue série de sommets (*Araucaria brasiliana*, *Ephedra campylopoda*, *Taxus baccata*, *Thuia sp.*, *Sciadopitys verticillata*, *Pinus Pumilio*), n'a découvert nulle part la cellule terminale. Il constate chez les *Araucaria* une séparation nette en plérome, en périblème et en protoderme. Les Abiétinées n'offrent aucune différenciation analogue ; ce que M. Strasburger dit du méristème terminal de l'*Ephedra* semble impossible ; les différents tissus sont d'après lui, tantôt séparés, tantôt confondus, et les coupes longitudinales font voir des cloisons anticlines allant de la périphérie au centre ; les aspects les plus variés s'offrent à l'observateur. Les Taxinées, les Cupressinées, les Taxodinées

(1) Strasburger, *Die Coniferen und die Gnetaceen*, Iéna, 1872.

(2) Nous verrons dans la deuxième partie de ce travail ce qu'il faut penser des Monocotylédones.

et les Sequoïnées, tiendraient le milieu entre l'*Araucaria* et l'*Ephedra*.

M. Russow (1), dans ses recherches sur les Cryptogames vasculaires, dit quelques mots de l'origine des tissus au sommet de la tige des Gymnospermes. Il voit au sommet une assise de cellules unique, le dermatogène, et un tissu irrégulier, le protoméristème; il cite comme exemples l'*Ephedra*, le *Taxus*, le *Taxodium* et l'*Araucaria*.

M. Scrowiszewski (2), en 1873, trouve une cellule initiale dans l'embryon du *Pinus Strobus*, qui se comporte comme chez les Cupressinées ; il n'en découvre ni dans l'embryon, ni dans la tige des Abiétinées.

M. Schmitz (3), en 1874, nous fournit quelques données sur le développement du sommet du bourgeon de l'*Ephedra*. (*Ephedra altissima*, *E. campylopoda*, *E. distachya*); partout il observe une assise dermatogène continue, nettement séparée. La masse interne consiste en rangées de cellules verticales dérivant au sommet d'un groupe de cellules disposées en une assise faiblement bombée. Les rangées de cellules se multiplient par division et élargissent le sommet.

D'après un second mémoire de M. Scrowiszewsky, de 1874, l'embryon du *Biota orientalis* et celui du *Cupressus sempervirens* s'accroissent comme M. Strasburger l'a constaté dans le *Juniperus*. Au début de leur développement, ils ont une seule cellule initiale.

Le travail de M. Dingler (4), auquel nous avons emprunté le résumé qui précède, date de 1882. Il a étudié, en fait de Cycadées, de jeunes germinations d'une graine envoyée du Brésil sous le nom de *Ceratozamia;* parmi les Abiétinées, de nom-

(1) Russow, *Verg. Unters. der Leitbündel-Kryptog.*

(2) Scrowiszewski, *Ueber die Entw. des Embryos bei der Weimuthskiefer* (*Bulletin de la Société des naturalistes de Moscou*, 1873).

(3) Schmitz, *Beobachtungen über die Entwickelung der Sprossspitze der Phanerogamen*, Halle, 1874.

(4) Dingler, *Ueber das Scheitelwachsthum des Gymnospermen-Stammes.* Munich, 1882.

breux bourgeons d'*Abies balsamea*, le sommet d'une très jeune germination de *Picea excelsa*, le sommet d'une plantule de *Pinus sylvestris*, des bourgeons de *Pinus Laricio*, une germination de *Pinus inops* âgée de quarante-quatre jours; parmi les Cupressinées, des bourgeons de *Juniperus communis*, de toutes jeunes germinations de *Cupressus pyramidalis;* enfin, parmi les Gnétacées, de jeunes bourgeons d'*Ephedra monostachya*.

Les conclusions de M. Dingler sont que la tige des Gymnospermes est terminée par une cellule initiale génératrice de forme tétraédrique. La croissance terminale aux dépens des cloisonnements de la cellule du sommet est de courte durée. On l'observe dans de jeunes plantules ou de jeunes bourgeons, mais on ne peut l'observer dans des exemplaires plus âgés. Dès que la suite des divisions dans la cellule terminale est terminée, dès que le dernier segment s'est formé, il est impossible d'apercevoir une cellule terminale; les figures, du moins, ne sont plus concluantes.

Il laisse sans réponse la question de savoir si la cellule terminale d'un rameau à croissance indéfinie conserve toujours sa fonction génératrice ou si une cellule voisine du sommet peut jouer le même rôle ; la question est difficile à résoudre, mais il penche vers la première solution.

M. Korschelt (1), en 1884, publie ses recherches sur la croissance terminale des Phanérogames. Il décrit des bourgeons de *Picea excelsa*, de *Pinus orientalis*, de *Pinus canadensis*, de *Taxodium* et d'*Ephedra;* une large part de son travail est consacrée aux Angiospermes, sur laquelle nous reviendrons plus tard.

Les conclusions relatives aux Gymnospermes sont les mêmes que celles de M. Dingler. La question de la croissance terminale des Gymnospermes semblait donc résolue et la présence d'une cellule terminale indubitable; quand

(1) Korschelt, *Zur Frage über das Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen* (*Jahrbücher für wissentschaft. Bot.*, 1884).

parut une note de M. Percy Groom dans les comptes rendus de la Société botanique de Berlin (1).

Parmi les Gymnospermes, M. Groom a étudié l'*Abies pectinata,* les *Pinus canadensis* et *sylvestris*, le *Taxodium distichum*, le *Juniperus communis*, l'*Ephedra altissima.*

Ses conclusions sont que les Gymnospermes diffèrent à la fois des Cryptogames vasculaires et des Angiospermes.

Dans les Cryptogames vasculaires, la croissance s'opère par une cellule terminale unique, et chez les Angiospermes les plus différenciées, par trois histogènes distincts. Les Gymnospermes tiennent le milieu entre ces deux groupes.

Au mois d'octobre de la même année, M. Schwendener publiait dans les comptes rendus de l'Académie de Berlin une note sur la croissance terminale et la disposition des feuilles (2).

M. Schwendener, entraîné par une interprétation fautive de la disposition des cellules au sommet de la racine des Marattiacées, a cru voir dans les Gymnospermes une disposition analogue des cellules terminales, au moment où l'unique cellule pyramidale cesse d'être visible.

Il appartenait à M. Dingler (3) de défendre son opinion au sujet de la croissance terminale des Gymnospermes. Aussi publie-t-il dans les comptes rendus des séances de la Société botanique d'Allemagne une nouvelle note en réponse à M. P. Groom et à M. Schwendener.

Il reprend en détail l'examen de la disposition des cellules de l'*Abies balsamea* et établit d'une façon définitive que la feuille, aussi bien que la tige, dérivent d'une cellule initiale unique de forme tétraédrique; de même pour le *Juniperus communis* et le *Pinus sylvestris.*

Cependant il constate que (dans l'*Abies balsamea*, par

(1) Percy Groom, *Ueber den Vegetationspunkt der Phanerogamen* (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, t. III, 1885).

(2) Schwendener, *Ueber Scheitelwachsthum und Blattstellungen* (*Sitzungsberichte der Akademie zu Berlin*, 1885, t. II, p. 921).

(3) H. Dingler, *Zum Scheitelwachsthum der Gymnospermen* (*Berichte der deutschen botanischen Geselschaft*, t. IV, 1884, p. 18, séance du 11 février).

exemple) il arrive parfois que la cellule terminale, au lieu d'être pyramidale, est prismatique et qu'elle découpe des segments parallèlement à sa base ; on verra dans la suite de ce travail que nos observations personnelles nous ont souvent conduit à la même conclusion. Enfin, pour M. Dingler, le *Cupressus fastigiata*, le *Pinus inops*, le *Picea excelsa* et l'*Ephedra monostachya* ne doivent laisser aucun doute sur l'origine de la tige ou de la feuille des Gymnospermes ; pour toutes ces plantes, il existe une cellule terminale génératrice unique, au sommet de la tige et au sommet de la feuille. L'erreur de M. Schwendener et celle de M. Groom peuvent provenir de ce qu'ils ont confondu le milieu des coupes transversales avec le sommet en voie de croissance. Les figures de M. Dingler sont de nature à amener une conviction complète à ce sujet.

La croissance terminale des Gymnospermes à l'aide d'une cellule génératrice unique est de nouveau mise en doute par M. Karsten, dans un mémoire publié à Leipzig en 1886 (1).

M. Karsten étudie un assez grand nombre de plantes empruntées aux Phanérogames et aux Cryptogames. Notre intention n'est pas d'analyser ni de discuter ici tout son travail ; nous nous bornerons à signaler ses observations relatives aux Gymnospermes. Il figure les sommets du *Pinus Pinea*, du *Picea excelsa*, du *Pinus Douglasii*, du *Pinus Mughus*, du *Cupressus Lawsoniana*, du *Juniperus communis*, du *Taxodium distichum* et de l'*Araucaria brasiliana*.

Les conclusions de M. Karsten diffèrent totalement de celles de M. Dingler; imbu des idées d'Hanstein il voit un plérome distinct et indépendant dans toutes les Conifères qu'il décrit.

Nous verrons plus tard la cause de son erreur, à propos de chacun des exemples particuliers. Cette erreur tient principalement à ce qu'il n'a pas su distinguer la limite du cylindre central et qu'il la fixe sur ses dessins par un trait

(1) Karsten, *Ueber die Anlage seitlicher Organe bei den Pflanzen*, Leipzig, 1886.

de force que rien ne justifie; sur les flancs, ce trait correspond à la limite de la moelle; au sommet il ne correspond à rien.

L'ensemble des recherches que j'avais faites avec M. Ph. Van Tieghem sur l'origine des racines m'a porté tout naturellement à entreprendre un semblable travail sur le développement de la tige. Malgré les difficultés du sujet et la variété des travaux déjà parus, je me suis appliqué à démêler la vérité au milieu des opinions contradictoires de mes prédécesseurs; j'ai observé, sans parti pris, un assez grand nombre de coupes axiales du sommet en voie de croissance d'une vingtaine de genres de Gymnospermes. Mes recherches ont porté principalement sur des bourgeons terminaux de tiges adultes, rarement sur des germinations; elles ont eu pour résultat de me convaincre de la présence d'une cellule initiale génératrice unique au sommet de chaque tige et de confirmer la découverte d'Hofmeister, appuyée déjà fortement par les travaux remarquables de M. Dingler.

La méthode que j'ai suivie dans ces recherches sur la structure du sommet de la tige ne diffère pas de celle qui a été décrite par M. Van Tieghem dans le mémoire cité plus haut (1); elle consiste essentiellement à pratiquer des coupes minces parallèles à l'axe de l'organe que l'on veut étudier ou parallèles à son plan de symétrie; parmi toutes les coupes faites, on choisit la coupe qui contient l'axe ou le plan de symétrie; on la décolore par l'eau de Javel, on la rend transparente en la plongeant quelque temps dans une solution de potasse; puis, après l'avoir lavée dans l'eau, on la colore par un réactif qui permet d'apercevoir les plus minces membranes; j'ai employé, de préférence à tout autre, un procédé de coloration en noir par le tannin et le perchlorure de fer déjà décrit; les coupes lavées, décolorées rendues transparentes et colorées de nouveau, puis incluses

(1) Ph. Van Tieghem et H. Douliot, *Recherches sur l'origine des membres endogènes* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. VIII, 1888).

dans le baume de Canada se conservent indéfiniment.

Il importe, pour mener à bien des recherches sur les méristèmes terminaux, d'opérer sur des membres en voie de croissance. Les sommets de tiges feuillées que l'on veut étudier doivent être cueillis au moment où la croissance terminale a le plus d'activité, c'est-à-dire pendant la saison chaude. L'étude des bourgeons stationnaires cueillis pendant l'hiver ne saurait être concluante ; à cette époque, en effet, les plantes de nos climats cessent de croître et les cellules de l'extrémité de la tige sont à l'état de vie ralentie; en outre, les cellules du sommet, au moment où leur croissance diminue, épaississent leurs membranes pour se protéger contre les rigueurs de l'hiver, et l'on ne peut distinguer, parmi des cellules qui toutes ont leurs parois également épaisses, quelles sont les nouvelles formées et par suite quelles sont les génératrices.

Les exemples qui suivent sont empruntés aux Conifères et aux Gnétacées; parmi les Conifères, nous avons repris quelques exemples de nos prédécesseurs, en leur ajoutant le plus grand nombre possible d'exemples nouveaux. Parmi les Gnétacées, nous avons repris l'étude de l'*Ephedra*.

GYMNOSPERMES

I

CONIFÈRES.

Les trois tribus des Conifères : Abiétinées, Cupressinées et Taxinées, nous ont toutes fourni des exemples intéressants que nous allons passer en revue ; parmi les Abiétinées : le Pin, le Mélèze, l'Epicéa, le Sapin ; parmi les Cupressinées : l'Araucarier, le Dammare, le Séquoier, la Cryptomérie, le Taxode, le Cyprès, le Thuier, le Genévrier, le Callitre, le Fré-

nélier; parmi les Taxinées : l'If, le Torreyer, le Céphalotaxe, le Ginkgo, etc.

ABIÉTINÉES.

En 1851, Hofmeister a décrit et figuré le développement de l'embryon de plusieurs Pins (*Pinus Strobus*, *P. maritima*, *P. sylvestris*) et c'est à lui que l'on doit faire remonter la découverte de la cellule terminale génératrice tétraédrique que ces plantes possèdent; M. Pfitzer, en 1871, y ajoute l'exemple du *Pinus Pinsapo*, mais il s'égare, ainsi que M. Strasburger, à propos des *Pinus Pinaster*, *P. Laricio* et *P. sylvestris*.

Pour M. Strasburger, l'embryon des Pins possède au début de son développement une cellule initiale tétraédrique, mais cette cellule cesse bientôt d'être visible et le développement se fait sans règle apparente par un groupe de cellules terminales; quant au sommet de la tige même de la plante, M. Pfitzer, qui a observé le *P. Pumilio*, ne voit nulle part de cellule terminale génératrice; M. Scrowiszewski ne voit de cellule initiale pour le *Pinus Strobus* que dans l'embryon; tandis que M. Dingler établit définitivement la présence d'une cellule terminale tétraédrique unique chez les *Pinus sylvestris*, *P. Laricio*, *P. inops*. M. Korschelt ajoute à ces exemples ceux du *P. orientalis* et du *P. canadensis* et, malgré les contradictions de MM. P. Groom, Schwendener et Karten, la question me paraît définitivement résolue en faveur de M. Dingler.

M. Karsten a publié son mémoire dans le courant de 1886 et semble n'avoir eu aucune connaissance de la communication faite par M. Dingler à la Société botanique de Berlin, au mois de février de la même année; il voit, au sommet de la tige du *Pinus Pinea*, quatre cellules terminales et commet la même erreur que M. Dingler avait déjà corrigée chez M. Schwendener. Il ne figure d'ailleurs aucune coupe longitudinale de tige de Pin, mais seulement des bourrelets foliaires où la disposition des cellules montre clairement que

toute la feuille provient du développement d'une seule cellule génératrice ou du moins d'un arc générateur horizontal emprunté à l'assise superficielle des cellules de la tige.

Pinus rigida. — J'ai pour ma part observé le sommet en voie de croissance du *Pinus rigida* (Pl. 13, fig. 1). L'extrémité de la tige est occupée par une cellule pyramidale comprise entre les deux cloisons qui portent sur la figure les numéros 5, 6. De cette cellule terminale se sont détachés des segments parallèles aux faces latérales, par des cloisons dont les plus anciennes sont actuellement les plus éloignées du sommet et qui sont numérotés d'après leur ordre d'apparition 1, 2, 3, 4, 5, 6. Les segments primordiaux se reconnaissent à la plus grande épaisseur de la membrane qui les enveloppe dès qu'ils sont à quelque distance de l'extrémité. Cette membrane se disloque cependant et ne conserve pas une surface plane ou régulièrement courbe; elle se brise au contraire à chacun des points où elle est touchée par une cloison secondaire. Les cloisons secondaires qui découpent des cellules dans le segment primitif sont plus jeunes que les parois de ce segment et sont plus minces, ce qui permet de les distinguer facilement. On peut même dans certains cas favorables aller plus loin; sur deux cloisons formées à l'intérieur d'un segment, l'une tangentielle, l'autre radiale, on peut savoir laquelle des deux est la plus ancienne d'après son épaisseur plus grande; malheureusement ces différences d'épaisseur sont trop faibles pour qu'on puisse les figurer facilement et utilement; je me suis donc borné à numéroter certaines cloisons en marquant la plus âgée, la première formée, du numéro 1.

Dans chaque segment apparaît ensuite une cloison tangentielle (*a*), qui découpe le segment en deux parties. La moitié interne appartient au cylindre central; elle se découpe ultérieurement, mais assez rapidement, en un grand nombre de cellules qui grandissent et élargissent le diamètre de la tige, tandis que la partie externe reste peu épaisse; dans cette

partie interne du segment, se différencieront ultérieurement le tissu conjonctif et les faisceaux.

Dans la partie externe du segment apparaît une cloison radiale qui la divise à son touren deux nouvelles cellules, qui auront chacune un rôle spécial dans la suite du développement; la supérieure engendrera plus tard une feuille, l'inférieure formera la portion d'écorce qui occupera l'entre-nœud ; ces deux cellules méritent pour ce fait les noms de *cellule nodale* et *cellule internodale*. L'ordre d'apparition des différentes cloisons est peu évident sur la figure de la planche XIII. Nous avons rendu cette figure plus claire par le dessin ci-joint (fig. 1) où les cloisons 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 sont numérotées d'après leur ordre d'apparition.

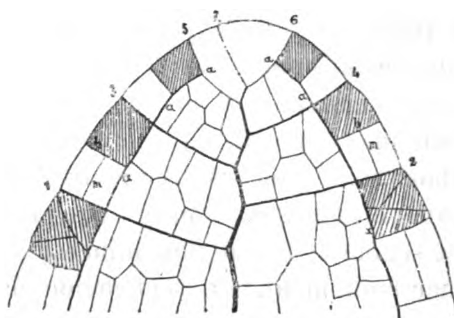


Fig. 1. — Sommet de la tige du *Pinus rigida*. Figure théorique.

Dans chaque segment se forme d'abord la cloison *a*, puis la cloison *b*, enfin la cloison *m*.

La cloison *m* apparaît dans le segment internodal; c'est la cloison du milieu de l'écorce, de part et d'autre de laquelle se formeront en ordre centrifuge et centripète l'écorce externe qui se termine par l'épiderme et l'écorce interne qui se termine par l'endoderme.

Picea excelsa. — Hofmeister en a décrit l'embryon, M. Dingler de toutes jeunes germinations et M. Korschelt des bourgeons. Les observations de ces trois auteurs concourent à établir que la tige est terminée par une cellule génératrice tétraédrique unique ; mes observations personnelles sur cette

plante n'auraient donc pas de raison d'être s'il n'y avait lieu de répondre au mémoire de M. Karsten, paru en 1886.

M. Karsten reconnaît bien que l'épiderme et l'écorce du *Picea excelsa* ont des initiales communes et tout le monde est d'accord sur ce point; mais il a commis une double erreur au sujet du cylindre central. D'après lui, le milieu de la tige est occupé par un tissu *pauvre en protoplasme* dont les cellules allongées et étroitement serrées les unes contre les autres constituent le *plérome*. Ces cellules proviennent d'une petite zone transverse de cellules initiales : « Personne, dit-il, ne peut, dans la figure 34, planche II, mettre en doute l'indépendance du plérome. »

Examinons avec soin les affirmations de M. Karsten. Le tissu pauvre en protoplasme qui occupe le centre de la tige est en réalité la moelle. Elle est même déjà différenciée comme telle par la pauvreté même de ses cellules; tandis que les cellules plus allongées qui l'entourent sont riches encore en protoplasme et se différencieront plus tard en bois et en liber. Il convient donc de faire passer la limite entre l'écorce et le cylindre central beaucoup plus près de l'extérieur que ne l'a fait M. Karsten. L'écorce ne se différencie que plus tard et a au début beaucoup moins de cellules que M. Karsten ne lui en attribue.

La deuxième erreur de M. Karsten est relative à l'indépendance du plérome; c'est d'ailleurs une conséquence de la première : s'il avait attribué au cylindre central un plus large diamètre, il aurait vu que les cellules terminales de cette région confluaient avec celles de l'écorce et que toutes aboutissaient à une cellule initiale unique. Aucun alignement analogue à celui qu'on rencontre dans les racines de Monocotylédones ou de Dicotylédones ne permet d'assigner au cylindre central une limite nette.

La figure que publie M. Karsten est faite avec le plus grand soin et la cellule initiale tétraédrique y est parfaitement évidente; quoique par sa forme un peu semblable aux voisines, elle s'en distingue cependant par un plus grand

volume et sa pointe dirigée vers le bas. Nous admettrons donc avec M. Dingler que le *Picea excelsa* possède une cellule tétraédrique initiale au sommet de la tige.

La figure ci-jointe (fig. 2) représente, d'après mes observations personnelles, la coupe axiale d'un bourgeon de *Picea excelsa* terminé par une cellule pyramidale qui détache des segments parallèles à ses faces latérales; les cloisons sont numérotées d'après leur âge décroissant 1, 2, 3, 4, 5, 6.

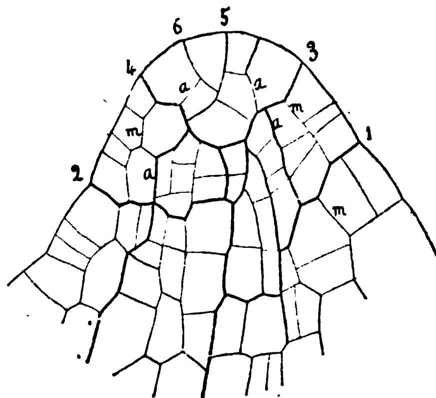


Fig. 2. — *Picea excelsa.*

Chaque segment se dédouble tangentiellement par une cloison (*a*) qui sépare l'écorce du cylindre central et, dans la partie externe du segment dédoublé, apparaît la cloison médiocorticale (*m*).

Il m'a été impossible de distinguer dans cette plante avec autant de netteté que dans le Pin la disposition des cellules nodales et des cellules internodales.

La figure 2 planche XIII représente une section longitudinale d'un bourgeon latéral, dont la cellule terminale est cunéiforme; on ne voit encore dans les segments détachés que la cloison (*a*), limite du cylindre central.

Larix europæa. — La tige du Mélèze est terminée par une cellule tétraédrique (fig. 3, pl. XIII) (*i*), qui détache d'elle-même des segments parallèles à ses faces latérales; le seg-

ment qui est à droite sur la figure, est déjà dédoublé par la cloison (*a*) qui limite le cylindre central de l'écorce. On peut voir sur cette figure qu'un segment détaché depuis fort peu de temps est déjà assez volumineux pour qu'on puisse avoir des doutes sur sa véritable origine, quand on n'a pas fait une étude approfondie du sujet; celui qui l'a précédé est déjà cloisonné un grand nombre de fois, tandis que si nous étions en présence d'un Prêle le segment de même ordre n'aurait guère que deux cloisons; cette croissance et ce cloisonnement rapides amènent des déformations dans les cloisons, qui se brisent partout où une cloison vient se souder à elles.

La cloison médio-corticale a été figurée en (*m*); mais les cellules ne sauraient être différenciées en cellules nodales et cellules internodales.

La figure voisine (fig. 4, pl. XIII) représente un bourgeon latéral de Mélèze, formé à l'aisselle de la première feuille visible; sa cellule initiale (*i*) fournit actuellement des segments plus volumineux vers le bas que vers le haut.

Abies cephalonica. — L'*Abies canadensis* a été l'objet des observations de M. Pfitzer; ses erreurs ont été corrigées par M. Dingler d'abord, qui a décrit l'*Abies balsamea;* puis M. Percy Groom ayant commis d'assez fortes erreurs au sujet de l'*Abies pectinata*, M. Dingler a repris la question et fourni de nouvelles figures d'*Abies balsamea;* j'y joins mes observations sur l'*Abies cephalonica* (pl. XIII, fig. 5).

Le sommet d'un bourgeon terminal d'*Abies cephalonica* est occupé par une cellule en forme de pyramide tronquée, plus volumineuse que les voisines, quand on l'observe au moment où elle va subir un cloisonnement. Elle fournit latéralement et vers le bas des segments, qui sur le dessin semblent aussi gros qu'elle.

Il y a donc une grande analogie entre ce sommet de tige adulte de Sapin et celui qu'a décrit M. Dingler pour l'*Abies balsamea.*

Les segments qui se détachent de la cellule terminale

sont parallèles à ses quatre faces latérales et à sa face inférieure. Les segments inférieurs concourent à la formation du cylindre central et probablement même ne servent-ils qu'à l'accroissement de la moelle. Les segments latéraux se dédoublent comme dans le cas général. Dans cette plante, l'écorce ne se différencie que très tardivement, et dans toute la longueur de cône végétatif, l'épiderme et l'écorce ne sont constitués dans leur ensemble que par une seule assise de cellules portant çà et là la cloison médio-corticale (*m*) ; la moelle acquiert très rapidement son diamètre définitif ; elle est déjà fort développée au voisinage du sommet du bourgeon, qui par suite forme un dôme surbaissé.

CUPRESSINÉES.

Araucaria excelsa. — On a vu dans l'introduction que, pour M. Pfitzer, les *Araucaria* montrent une séparation nette du plérome, du périblème et du protoderme. M. Russow voit au sommet des mêmes plantes un dermatogène recouvrant un tissu irrégulier qu'il nomme le protoméristème ; M. Karsten a étudié et figuré l'*Araucaria brasiliana* et mes recherches personnelles ont porté sur l'*Araucaria excelsa*.

Pour M. Karsten l'*Araucaria* possède au centre un plérome dont la pointe est occupée par un groupe de cellules initiales. Ce plérome est entouré d'un périblème qui a deux ou plus de deux assises cellulaires, recouvert lui-même d'un épiderme n'ayant qu'une assise de cellules ; il voit là une différenciation caractéristique aussi élevée que dans la racine des Monocotylédones. Si l'on examine avec nous la figure 45 du mémoire de M. Karsten, on verra qu'il attribue au cylindre central un diamètre bien inférieur à celui qu'il a en réalité, tandis que l'épiderme et l'écorce réunies auraient dans leur ensemble une épaisseur double de l'épaisseur réelle.

La limite du cylindre central est au milieu de ce qu'il considère comme l'écorce. Cet aspect particulier du sommet de l'*Araucaria excelsa*, où l'on croit voir un épiderme, une écorce.

et un cylindre central distincts, ne m'est pas inconnu et la figure 7, planche XIII, de ce travail en fournit un exemple; mais il ne faut pas en pareille circonstance se laisser duper par une apparence trompeuse, telle que peut la donner un bourgeon stationnaire et non un bourgeon en voie de croissance active.

Considérons en effet la figure précédente (fig. 6, pl. XIII).

Toute différenciation en épiderme écorce et cylindre central est invisible; le sommet est occupé par une cellule terminale génératrice de forme cubique, qui détache des segments parallèles à ses faces latérales et parallèles à sa face inférieure. Les segments latéraux, comme dans toutes les autres Conifères, se dédoublent par des cloisons tangentielles (*a*) et (*m*), l'une pour le cylindre central, l'autre médio-corticale.

Les *Araucaria* ne font donc pas exception à la règle générale.

Dammara australis. — Le sommet d'une tige adulte de Dammare (fig. 8) est occupé par une cellule génératrice (*i*), qui détache non seulement des segments parallèles à ses faces latérales, mais aussi des segments inférieurs par des cloisons horizontales. L'ensemble des segments inférieurs, dédoublés ultérieurement par des cloisons nombreuses, horizontales, verticales ou obliques, constitue la moelle. Les cellules ainsi formées sont pauvres en protoplasme et ne tardent pas à s'arrondir. Les segments latéraux se dédoublent par une première cloison tangentielle, marquée sur la figure par un trait de force; entre cette forte cloison et la moelle, se forment le péricycle et le système libéro-ligneux; en dehors de lui, se forme l'écorce. Aucun dédoublement n'existe encore dans cette écorce, sauf à l'aisselle de la feuille de droite, et ce dédoublement est probablement là le précurseur de la formation d'un bourgeon; la différenciation de l'écorce et son dédoublement sont tardifs dans le Dammare, comme dans l'Araucarier et d'autres Cupressinées que nous verrons plus loin.

Cunninghamia sinensis. — Le cône terminal de la tige du

Cunninghamia sinensis est moins aplati que les précédents, du moins la croissance terminale était-elle très rapide dans l'exemple que nous avons dessiné (fig. 8). Le sommet de la tige se termine par une cellule génératrice (*i*), qui semble toute petite parce qu'elle vient d'être divisée par une cloison horizontale. Les cloisons horizontales fournissent des segments inférieurs pour l'accroissement de la moelle. Les segments latéraux formés, comme dans les Conifères précédentes, se dédoublent d'abord par le fait de la cloison (*a*), qui sépare le cylindre central de l'écorce et, çà et là, par une cloison médio-corticale (*m*); on peut arriver à distinguer dans cette plante des cellules nodales et des cellules internodales, moins nettes cependant que dans l'exemple suivant.

Cryptomeria elegans. — Le dessin ci-contre (fig. 3) représente le sommet d'une tige de *Cryptomeria*, dont la pointe

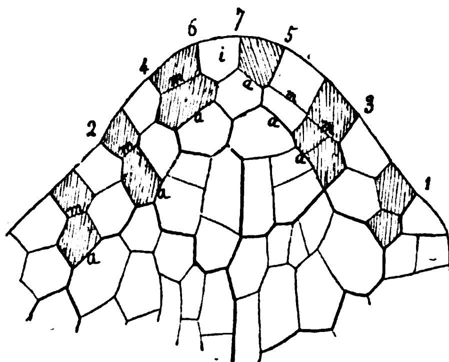


Fig. 3. — *Cryptomeria elegans.*

est occupée par une cellule initiale génératrice (*i*), de forme pyramidale, qui ne se cloisonne que parallèlement à ses faces latérales. Les segments successifs ont été formés par les cloisons 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7. Une nouvelle cloison apparaîtra dans la cellule (*i*) parallèlement à la face numérotée (6). La première cloison tangentielle formée dans chaque segment est la cloison (*a*), qui sépare l'écorce du cylindre central; la deuxième est la cloison médio-corticale (*m*). Chaque segment

porte en outre une cloison qui sépare la région internodale (ombrée sur la figure), de la région nodale ; au-dessous de la cloison, du côté droit de la figure, on voit une cellule pyramidale génératrice d'un bourgeon.

La figure 10, pl. XIII, offre un autre aspect du même développement.

Sequoia sempervirens. — L'étude du méristème terminal du Séquoier nous offre un exemple de différenciation tardive de l'écorce, analogue à celui que nous avons décrit dans le

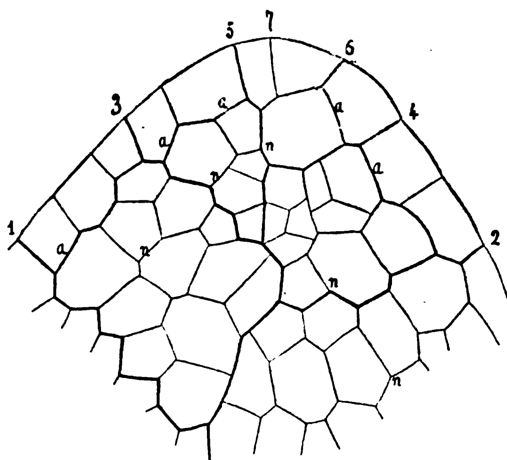


Fig. 4. — *Sequoia sempervirens.*

Dammare. Les cloisons 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 (fig. 4) ont détaché des segments successifs de la cellule génératrice ; le dernier segment détaché, compris entre 5 et 7, n'est pas encore dédoublé; les autres ont été découpés en deux par la cloison tangentielle (*a*), en dedans de laquelle est le cylindre central. Nulle part on ne voit de cloison médio-corticale, ni de différenciation en segment nodal et segment internodal. Des observateurs inattentifs pourraient confondre cette assise qui donnera l'écorce avec un épiderme toujours distinct ; on pourrait de même voir en (*n*) la limite entre l'écorce et le cylindre central; cette plante apparaîtrait alors avec trois histogènes distincts dès le début du développement, comme

le fait se présente chez les Dicotylédones. Il n'est donc pas inutile d'être prévenu contre une semblable erreur.

Cupressus horizontalis. — D'après M. Scrowischewsky, l'embryon du *Cupressus sempervirens* a une seule initiale; il en est de même pour M. Dingler dans le *Cupressus pyramidalis;* M. Karsten seul a une manière de voir différente.

M. Karsten figure le sommet du *Cupressus funebris* et celui du *C. Lawsoniana.*

Examinons avec attention la figure 41 de la planche II de son mémoire et nous pourrons nous rendre compte de toute l'étendue de son erreur. Cette figure représente le sommet du *Cupressus funebris;* quatre assises de cellules, comptées au sommet de la tige, sont considérées comme génératrices. La première est génératrice de l'épiderme, et d'une partie de l'écorce, les deux suivantes sont génératrices de l'écorce, la suivante est génératrice du cylindre central qu'un trait de force environne et sépare nettement des initiales précédentes; M. Karsten ne veut nous laisser aucun doute sur la limite de cette région. L'écorce n'en est que mieux définie. Or nous remarquons à gauche de la figure un point où cette écorce n'a qu'une seule épaisseur de cellules, tandis qu'au sommet elle en a deux. Jamais nous n'avons observé que le nombre des cellules d'un tissu pût diminuer ainsi. Comment deux cellules génératrices superposées peuvent-elles arriver à fournir moins de deux assises cellulaires? De pareilles figures suffisent à jeter le discrédit le plus complet sur les observations de M. Karsten.

La figure 42 de la planche II du mémoire de M. Karsten représente le méristème terminal du *Cupressus Lawsoniana;* on y voit tout d'abord une assise génératrice commune à l'épiderme et à une partie de l'écorce, une deuxième assise qui engendre le reste de l'écorce, et enfin l'initiale du cylindre central. Ici, comme dans les figures de M. Karsten que nous avons déjà signalées dans ce travail, le trait de force correspond tout au plus à la limite de la moelle sur les flancs, tandis qu'au sommet il ne devrait pas exister.

L'aspect du sommet de cette plante, qui a trompé M. Karsten, ne m'est pas inconnu et la figure 15, planche XIII, en offre un exemple emprunté au *Cupressus horizontalis* et représente un bourgeon stationnaire de cette plante. Comme la cellule terminale prend une cloison horizontale, comme dans le *Dammara* et le *Cunninghamia*, et que les segments voisins prennent des cloisons tangentielles qui viennent se placer sur son prolongement, on conçoit que par instants une assise cellulaire simple revête toute la tige.

Les cellules voisines de la cellule terminale prennent comme elles des cloisons tangentielles et des cloisons radiales. Mais ce qui distingue la cellule génératrice terminale des segments qu'elle a formés, c'est qu'elle est constamment génératrice, tandis que les segments détachés d'elles s'arrêtent bientôt dans leur croissance et leur division. La figure 11, planche XIII, qui représente un cône terminal de *Cupressus horizontalis*, montre la grande ressemblance qui existe entre les segments latéraux et le segment terminal. Cette tige n'en possède pas moins en (*i*) une cellule initiale génératrice, en forme de pyramide tronquée, détachant des segments parallèles à sa base et parallèles à ses faces latérales; l'écorce encore simple ne présente aucune différenciation; dans la figure 15, deux émergences latérales sont les origines de deux feuilles.

Actinostrobus pyramidalis. — La figure 12 représente le méristème terminal d'un *Actinostrobus pyramidalis*. La section axiale a été faite, non dans un bourgeon de plante adulte, mais dans une germination pourvue d'un petit nombre de feuilles. On y voit nettement la cellule terminale tétraédrique et les segments qu'elle a engendrés; l'écorce ne possède qu'une assise de cellules et l'épiderme n'est pas encore différencié.

Libocedrus decurrens. — Le *Libocedrus decurrens* se rapproche des *Thuia* et est désigné souvent par le nom de *Thuia gigantea.* Nous pouvons donc rapprocher de nos observations les observations de M. Pfitzer relatives au *Thuia occidentalis;*

il a observé dans cette plante une cellule initiale tétraédrique. Au début du développement, cette cellule se cloisonne d'abord obliquement un certain nombre de fois; puis, apparaît une cloison tangentielle donnant deux cellules filles dont l'externe continue à se cloisonner et engendre le dermatogène; M. Strasburger cesse de voir dans le *Thuia* adulte ce que M. Pfitzer a vu dans l'embryon et les auteurs qui leur ont succédé ne font aucune mention de ce genre.

Mes observations ont porté sur un sommet de tige de *Libocedrus decurrens;* l'ensemble de la coupe est représenté par la figure 14, le cône végétatif seul par la figure 13. Il est terminé par une cellule initiale génératrice (*i*) de forme à peu près cubique, détachant des segments latéraux et un segment inférieur. Les segments inférieurs concourent uniquement à la formation de la moelle; les segments latéraux se dédoublent pour donner intérieurement le cylindre central et extérieurement une assise de cellules qui n'est encore ni l'épiderme ni l'écorce, mais qui se dédoublera pour les fournir. Ce dédoublement n'a lieu qu'après l'apparition des feuilles.

Juniperus phœnicea. — Le premier travail sur la cellule terminale du Genévrier remonte à Hofmeister en 1852; l'embryon de cette plante a une initiale tétraédrique comme une Prêle. La persistance de cette cellule tétraédrique a été constatée par M. Strasburger, puis de nouveau par M. Scrowischewsky, puis par M. Dingler sur des germinations; M. P. Groom ayant contesté le fait, M. Dingler défend de nouveau son opinion, et M. Karsten qui ne semble point au courant de la question, figure un sommet de *Juniperus communis* absolument erroné. Reportez-vous à la figure 43 de la planche II de son mémoire. Le *Juniperus communis* y est représenté avec un plérome tellement étroit qu'à mon avis c'est à peine s'il correspond à la moelle. L'écorce qui l'environne est plus développée au sommet que sur les flancs, ce qui tend à prouver que M. Karsten n'a aucune idée du mode de croissance des plantes, à quelque groupe qu'elles appartiennent; enfin les initiales, distinctes au som-

met, donnent sur les flancs des tissus confondus, ce qui paraît encore tout à fait improbable.

J'ai donc dû revoir le sommet de cette plante et j'ai coupé le bourgeon terminal d'un *Juniperus phœnicea* (fig. 16, pl. XIII). Contrairement à ce que l'on observe dans l'embryon, où la cellule terminale est tétraédrique, ici, on observe une cellule terminale en forme de pyramide tronquée, donnant des segments latéraux et un segment inférieur qui sert uniquement à l'accroissement de la moelle. L'ordre d'apparition des grandes cloisons des segments latéraux est indiqué par les chiffres 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7. L'assise externe des cellules du cône terminal de cette plante appartient à l'écorce et à l'épiderme, non encore séparés l'un de l'autre. On peut rapprocher cette plante de l'*Abies balsamea,* dont l'embryon a une cellule initiale tétraédrique et la tige une cellule terminale en pyramide tronquée. Cette succession pour la même plante d'une cellule en pyramide tronquée à une cellule pyramidale doit être un cas très général; nous en verrons plus loin d'autres exemples.

TAXINÉES.

Torreya nucifera. — Le méristème terminal de cette plante n'a fait encore l'objet d'aucune observation; c'est cependant celui où nous avons observé le plus nettement, non seulement la cellule initiale tétraédrique, mais encore le dédoublement et la différenciation des segments qui s'en détachent (fig. 5, ci-contre).

Les cloisons 1, 2, 3, 4, 5, 6 ont détaché successivement des segments latéraux de la cellule génératrice tétraédrique qui termine la tige. Le dernier segment formé, compris entre les numéros 4 et 6, n'est pas encore cloisonné tangentiellement; le précédent, compris entre 5 et 3, est divisé par la cloison (*a*), qui donne un segment interne pour le cylindre central et un segment externe pour l'écorce et l'épiderme. Si nous considérons un segment plus âgé, nous verrons que sa portion externe est dédoublée par une cloison radiale en

deux parties dont une seule est ombrée ; cette dernière (cellule internodale) est déjà divisée par la cloison médio-corticale (*m*) et par une nouvelle cloison radiale plus récente.

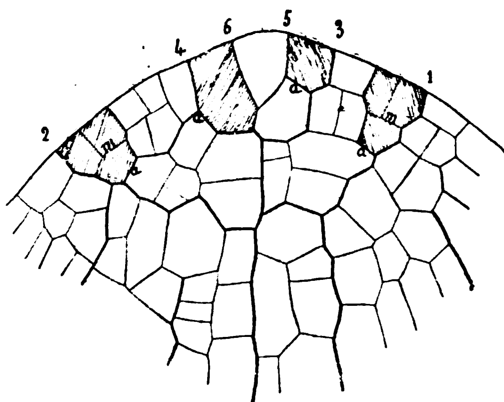


Fig. 5. — *Torreya nucifera.*

Frenela australis. — Le *Frenela australis*, qui n'a encore été l'objet d'aucune description, possède de même une cellule terminale pyramidale (fig. 17, pl. XIII), mais la différenciation des segments n'y est pas évidente.

Taxus baccata. — La cellule terminale du *Taxus baccata* a échappé à M. Pfitzer, à M. Strasburger et à M. Russow, qui décrit dans cette plante un *dermatogène* et un *protoméristème ;* les autres auteurs n'en font pas mention. La cellule terminale du *Taxus baccata* est, en effet, peu visible ; elle est plus petite que dans les autres Conifères et les segments qui se détachent d'elle s'accroissent et se cloisonnent très rapidement. En outre, elle ne se distingue pas facilement par sa forme cubique et, comme ses parois sont fort minces, elle n'est visible que sur des préparations parfaitement transparentes et parfaitement colorées.

Sur la figure 18, planche XIII, nous avons numéroté non seulement les parois latérales, mais encore les cloisons horizontales 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9. La cellule comprise entre les parois 7, 8 et 9 est encore divisée par une cloison hori-

zontale et la portion supérieure par une cloison radiale; c'est la petite cellule (*i*), tout à fait au sommet, qui est maintenant la cellule génératrice.

Les segments inférieurs ne forment pas tout le cylindre central, ils ne forment même probablement que la moelle. Les segments latéraux se dédoublent d'abord par une cloison qui limite le cylindre central, puis par une cloison radiale qui sépare la région nodale de la région internodale; et dans cette dernière apparaît la cloison médio-corticale.

Cephalotaxus Fortunei. — Le développement de la tige du *Cephalotaxus* est analogue à celui du *Taxus;* le sommet de cette plante est terminé par une cellule à 6 faces (fig. 19, pl. XIII), comme nous l'avons vu souvent et les cloisons se forment parallèlement aux faces radiales et à la face inférieure; les segments ainsi formés se dédoublent immédiatement. Le cylindre central accroît rapidement son diamètre; il comprend un grand nombre d'assises de cellules avant que le premier bourrelet, origine d'une feuille, apparaisse. La différenciation en cellules nodales et internodales, si elle existe, n'est point visible; mais on peut voir, de part et d'autre de la cloison médio-corticale, apparaître des cloisons centripètes et centrifuges formant deux séries de cellules, dont la première se termine à l'endoderme, la seconde à l'épiderme.

GNÉTACÉES.

Parmi les Gnétacées nous n'avons étudié que l'*Ephedra distachya*, représenté dans la figure 20, planche XIII. La cellule terminale génératrice de cette plante est restée douteuse pour M. Strasburger et pour M. Russow; M. Schmitz a cru y voir un épiderme distinct, tandis que M. Dingler y décrit une cellule tétraédrique; M. Groom voit, comme M. Schmitz, dans cette plante un épiderme distinct qui ne se cloisonne jamais tangentiellement; M. Korschelt figure le contraire. De tout ceci l'on peut conclure à la nécessité de faire des observations nouvelles.

La cellule initiale de l'*Ephedra distachya*, que nous avons figuré, est en forme de pyramide tronquée, avec des cloisons qui tantôt sont parallèles à ses faces latérales, tantôt à sa face inférieure. Les cloisons horizontales sont numérotées 3, 6, 8; les cloisons latérales 1, 2, 4, 5, 7. Je n'ai pu observer dans cette plante la différenciation précoce en segments nodaux et segments internodaux. La cloison qui sépare l'écorce du cylindre central a été considérée par M. Groom et ses prédécesseurs comme séparant l'épiderme de l'écorce; la différenciation de l'écorce est très tardive; celle-ci n'est formée longtemps que d'une seule assise cellulaire.

CONCLUSION

En résumé, on peut conclure de la première Partie de ce travail, où une vingtaine de genres différents ont été étudiés, que la tige des Gymnospermes s'accroît, comme celle des Cryptogames vasculaires, par une cellule terminale, tantôt pyramidale, tantôt prismatique, mais toujours unique. Nous verrons par la suite que ce caractère éloigne complètement les Gymnospermes des Angiospermes

DEUXIÈME PARTIE

ANGIOSPERMES.

HISTORIQUE.

On peut grouper en deux catégories les auteurs qui se sont occupés de la croissance terminale de la tige des Angiospermes.

1° Ceux qui voient dans ces plantes une seule cellule initiale;

2° Ceux qui voient des histogènes distincts.

Nous allons les présenter par ordre d'apparition. Hofmeister (1) est le premier qui ait décrit une cellule initiale unique au sommet de la tige d'une Angiosperme, le *Zostera marina*, et encore la cellule initiale unique, visible au début du développement, où elle se cloisonne comme celle d'une Prêle, d'après Hofmeister, disparaît-elle dans la tige dont le sommet est plat.

En 1857 (2) Hofmeister figure un sommet de Robinier et un sommet de tige de Seigle avec une cellule terminale unique, mais ses observations ne sont pas concluantes.

Vue de haut, la cellule terminale du Robinier a une base triangulaire, celle du Seigle semble cunéiforme; il cite en outre dans le texte le Roseau, l'Iris, l'Erable et le Frène comme ayant une cellule terminale cunéiforme, la plupart des autres arbres devant avoir une cellule tétraédique. Ces

(1) Hofmeister, *Zur Entwickelungsgeschichte des Zostera* (*Bot. Zeit.*, 1852).

(2) Hofmeister, *Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen* (*Abh. der Kgl. Sachs. Ges. der Wissensch.*, 1857).

observations, jointes à des observations sur les Cryptogames vasculaires, nous portent à croire qu'Hofmeister était naturellement enclin à généraliser trop rapidement ses observations précédentes.

En tête des auteurs qui voient dans le méristème terminal de la tige trois histogènes distincts, se place M. Caspary.

M. Caspary en 1858 (1) n'est pas très explicite au sujet du méristème terminal de l'*Elodéa canadensis;* il l'est un peu plus en 1859 (2) au sujet de l'*Aldrovandia vesiculosa* et figure ce sommet avec trois séries d'initiales distinctes ; l'une des séries appartient à l'épiderme, la seconde à l'écorce, la troisième au cylindre central ; il n'est pas fixé sur le nombre des assises initiales de la seconde couche.

Depuis cette époque, deux écoles se trouvent en présence et les auteurs qui ont succédé à Hofmeister et à Caspary semblent plus préoccupés de fournir des arguments à l'une ou à l'autre des deux théories que d'observer et décrire simplement ce qu'ils voient.

En 1859 (3) Hofmeister figure un embryon de *Loranthus europæus* et un embryon de *Lathræa squamaria*, qui semblent croître par les divisions d'une seule cellule terminale ; mais il nous laisse ignorer si cette cellule persiste comme cellule génératrice. Il se peut qu'au début de leur développement les embryons n'aient qu'une cellule génératrice et que les premières cloisons formées ne séparent pas dès le début l'épiderme de l'écorce, ni celle-ci du cylindre central. Il y a beaucoup à faire dans l'embryogénie des Phanérogames et nous ne pourrons discuter ici les observations faites par nos prédécesseurs sur les méristèmes terminaux des embryons ; cela doit être l'objet de mémoires spéciaux.

Ces exemples que nous empruntons n'ont de valeur que parce qu'ils ont entraîné des auteurs à chercher une cel-

(1) Caspary, *Die Hydrilleen* (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, I, 1858).

(2) Caspary, *Aldrovandia vesiculosa* (*Bot. Zeitung*, 1859).

(3) Hofmeister, *Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen* (*Abh. der K. Sachs. Ges. d. Wissensch.*, VI, 1859).

lule terminale unique là où elle n'existe plus, si toutefois elle a existé. L'indépendance des trois histogènes de la tige se trouve néanmoins établie pour d'autres plantes par M. Sanio, M. N. Müller et Hanstein.

M. Sanio (1) en 1864 s'exprime ainsi, au sujet de l'*Hippuris vulgaris* : « le sommet est recouvert de deux assises cellulaires qui ne se cloisonnent que perpendiculairement à la surface; ces deux assises prennent part au développement de la feuille, non les autres; il en existe encore quatre jusqu'au cylindre central » ; cette citation tronquée montre que M. Sanio avait reconnu dans cette plante l'indépendance de l'épiderme et de l'écorce et leur croissance aux dépens d'initiales propres; il arrive aux mêmes conclusions dans son mémoire de 1865 (2).

M. N.-J.-C. Müller, en 1866, publie un travail sur la question qui nous occupe (3). La figure qu'il donne du *Dianthus barbatus* semble montrer trois assises de cellules initiales. Les figures du *Fraxinus excelsior* et du *Dianthus plumarius* en montrent une seule, sans aucune certitude. Jusqu'ici les exemples étudiés sont en très petit nombre et les mémoires, très étendus sur d'autres points, sont rarement explicites en ce qui concerne la croissance terminale; toutefois la lumière commence à se faire en ce que la question est nettement posée; mais elle est loin d'être résolue. Elle fait avec Hanstein un pas consirable et, malgré les erreurs que nous avons pu relever dans son travail, c'est à lui que l'on doit faire remonter le premier travail d'ensemble sur la croissance terminale des Angiospermes; il est à remarquer même qu'il avait pressenti la différence capitale qui existe entre les Gymnospermes et les Angiospermes; son premier mémoire (4) est de 1868, le second de 1870 (5).

(1) Sanio, *Ueber endogene Gefässbündelbildung* (*Bot. Zeitung*, 1864).

(2) Sanio, *Einige Bemerkungen in Betreff*, etc. (*Bot. Zeitung*, 1865, p. 184).

(3) N.-J.-C. Müller, *Das Wachsthum des Vegetationspunktes von Pflanzen mit decussirten Blattstellung* (*Jahrbücher für wissenschaf. Botanik*, t. V).

(4) Hanstein, *Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen*, Bonn, 1868.

(5) Hanstein, *Die Entwickelung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen* (*Bot. Abh.*, 1870).

Hanstein établit que, dès les premiers cloisonnements de l'embryon, apparaissent trois histogènes distincts qui conservent leur indépendance pendant toute la vie de la plante et s'accroissent par des initiales propres. Les recherches d'Hanstein ont porté sur les genres *Zea*, *Polygonatum*, *Canna*, *Elodea*, *Potamogeton*, *Datura*, *Fraxinus*, *Forsythia*, *Asclepias*, *Sambucus*, *Viburnum*, *Aster*, *Inula*, *Helianthus*, *Silphium*, *Taraxacum*, *Siphocampylus*, *Sicyos*, *Bryonia*, *Lysimachia*, *Delphinium*, *Cochlearia*, *Populus*, *Evonymus*, *Æsculus*, *Rhus*, *Impatiens*, *Geranium*, *Ricinùs*, *Polygonum*, *Dianthus*, *Lychnis*, *Silene*, *Saponaria*, *Platanus*, *Alnus*, *Sedum*, *Cunonia*, *Ribes*, *Viscum*, *Trapa*, *Fuchsia*, *Melaleuca*, *Callistemon*, *Prunus*, *Robinia*, au total 46 genres, et ses figures semblent ne laisser aucun doute sur la rigueur de ses conclusions. Nous y reviendrons plus tard, dans le cours de ce mémoire, à propos des exemples au sujet desquels nous sommes en désaccord avec lui.

La théorie d'Hanstein est combattue par M. Pringsheim (1) en 1869, qui croit voir une seule cellule terminale au sommet de la tige de l'Utriculaire. Hanstein lui répond la même année dans un opuscule (2).

En 1876, les découvertes d'Hanstein sur la division de l'embryon des Phanérogames sont contredites par Westermaier; nous ne pouvons analyser ici ce travail; ce doit être fait au début d'un mémoire d'embryogénie; nous ne nous occupons que des plantes adultes.

M. Nægeli en 1877 (3) constate que la feuille d'*Elodea* s'accroît, comme celle des Cryptogames, par une cellule terminale unique.

En 1875, M. Vœchting, dans son travail sur les Mélastomacées, apporte de nouvelles preuves à l'appui d'Hanstein. Tandis qu'au sujet de l'*Elodea* la discussion continue avec

(1) Pringsheim, *Zur Morphologie der Utricularien* (*Monatsb. d. Berlin. Akad.*, 1869).

(2) *Sitzung, Berichte* 5 juli 1869.

(3) Nægeli, *Amtl. Bericht der 50 Versammlung deut. Naturf. und Aerzte, München*, 1877.

M. Warming et M. Luersen, qui ne voient pas de limite nette entre le périblème et le plérome.

M. Vœchting (1) étudie le *Centradenia*, l'*Heterocentron*, le *Miconia*, le *Melastoma*, le *Medinilla*, autant d'exemples où les trois histogènes : dermatogène, périblème et plérome, sont distincts et qui viennent à l'appui des conclusions d'Hanstein.

En 1878, MM. Kubin et F. Müller (2) étudient le *Pistia Stratiotes* où ils reconnaissent trois histogènes distincts : dermatogène, périblème et plérome, mais en attribuant deux assises d'initiales au périblème.

On trouve dans les notices explicatives des tableaux de M. Kny (1879), le résumé de ses recherches relatives à l'*Elodea* (3); il est d'accord avec M. Magnus pour reconnaître à l'*Elodea* un dermatogène distinct, sans rien conclure au sujet de l'écorce et du cylindre central ; la question en est encore au point où l'ont laissée MM. Luersen et Warming.

En 1880, M. Haberland (4) décrit avec la plus grande netteté trois histogènes distincts au sommet de la tige du *Ceratophyllum demersum* et apporte un nouvel appui aux conclusions d'Hanstein; il pense, en outre, que le parenchyme foliaire de la feuille d'*Elodea* dérive de l'épiderme et sa nervure d'une cellule de l'écorce.

En 1883, M. Korschelt reprend la question de la croissance terminale des Phanérogames (5). Il reprend l'étude de l'*Elodea*, du *Ceratophyllum*, de l'*Utricularia*, en y ajoutant ses observations sur les *Lemna*, *Panicum*, *Festuca*, *Saccharum*, *Eulalia* et *Myriophyllum;* les conclusions de

(1) Vœchting, *Der Bau und die Entwickelung der Melastomeen* (*Bot. Abhand.*, Bonn, 1875).

(2) E. Kubin et J.-F. Müller, *Entwickelungs-vorgänge bei Pistia Stratiotes und Vallisneria spiralis* (*Bot. Abhand.*, 1878).

(3) Kny, *Entwickelung der Stammspitze von Elodea canadensis* (*Bot. Wandt.*, p. 102, Berlin, 1879).

(4) Haberland, *Ueber Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen* (*Mittheilung. d. Natur. Vereins, zu Steiermark*, 1880).

(5) Korschelt, *Zur Frage über das Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen* (*Jahrbücher f. Wiss. Bot.*, 1884).

M. Korschelt diffèrent totalement de celles de M. Haberland; imbu des idées de M. Nægeli et d'Hofmeister, il veut voir au sommet de chacune de ces plantes une cellule terminale unique. Nous discuterons ses observations dans le cours de ce travail; elles ont déjà été combattues en 1885 par M. de Klercker (1) qui a observé le *Ceratophyllum*, le *Myriophyllum*, l'*Elodea*.

La même année, M. P. Groom (2) combat également les conclusions de M. Korschelt au sujet de l'*Utricularia*, de l'*Hippuris*, du *Ceratophyllum*, du *Myriophyllum*, du *Festuca*, du *Panicum* et de l'*Elodea*.

En 1886, paraît un mémoire de M. Karsten (3), où il est encore question de l'*Elodea*, de l'*Hippuris* et de l'*Utricularia*. Nous reproduisons les conclusions de nos prédécesseurs dans le cours de ce travail.

En somme, depuis 1852 jusqu'à nos jours, plus de vingt auteurs se sont occupés de la croissance terminale des Angiospermes et c'est à peine si vingt-deux genres différents ont été examinés, en mettant de côté les quarante-six genres étudiés par Hanstein; mais, en revanche, il y a onze travaux contradictoires au sujet de l'*Elodea*, plus de cinq pour l'*Hippuris*, l'*Utricularia*, le *Myriophyllum*, le *Ceratophyllum*, et l'on ne peut en tirer aucune conclusion solide.

J'ai repris presque toutes les observations de mes prédécesseurs et j'ai fait porter mes observations nouvelles sur un nombre d'exemples beaucoup plus considérable. Mes conclusions relatives aux Angiospermes sont tout à fait différentes de celles que j'ai présentées au sujet des Gymnospermes; on le verra dans la suite.

(1) De Klercher, *Sur l'anatomie et le développement du Ceratophyllum* (*Bihangtill k. Svenska Vet.-Acad. Handlingar*, IX, Stockholm, 1885).

(2) P. Groom, *Ueber den Vegetationspunkt der Phanerogamen* (*Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, 1885).

(3) Karsten, *Ueber die Anlage seitlicher Organe bei den Pflanzen*, Leipzig, 1886.

CHAPITRE PREMIER

MONOCOTYLÉDONES.

GRAMINÉES.

M. Korschelt a étudié, parmi les Graminées, le *Saccharum*, le *Festuca*, le *Panicum* et l'*Eulalia*. Ses figures permettent de voir comment les cellules de l'épiderme se groupent autour de la cellule terminale épidermique, sans autoriser aucune conclusion relativement aux tissus sous-jacents, l'écorce et le cylindre central. M. P. Groom figure au contraire des sections longitudinales de *Panicum* et de *Festuca* dans lesquelles l'indépendance de l'épiderme est absolument évidente et d'où l'on pourrait induire, quoique avec moins de précision, l'indépendance de l'écorce et du cylindre central; rien du moins dans ses figures ne montre que les trois premières assises de la tige puissent avoir une cellule initiale commune. Aucune cloison tangentielle n'apparaît dans l'assise externe, ainsi que nous l'avons maintes fois observé chez les Gymnospermes; aucune confluence n'est visible entre les cellules de la seconde rangée et celles de la troisième. Déjà en 1868 Hanstein avait conclu de même à propos du *Zea*.

A ces exemples nous pouvons en ajouter deux autres : le *Phragmites* et le *Baldingera*; ce qui porte à cinq le nombre des Graminées où l'on a vu trois initiales.

Phragmites communis. — La figure 1 (pl. XIV) représente une section longitudinale d'une tige de *Phragmites communis*; elle montre avec une grande netteté l'indépendance de l'épiderme, de l'écorce et du cylindre central. Les deux premières assises de cellules ne subissent que des cloisonnements perpendiculaires à la surface de la tige au voisinage du sommet; la première assise est l'épiderme, la seconde est l'écorce, la troisième le cylindre central. L'écorce, on le voit, n'est formée au sommet que d'une seule assise de cellules et ne prend de cloisons tangentielles qu'à une assez grande distance

de l'extrémité de la tige; tandis que le cylindre central est terminé par une cellule unique, dans laquelle on voit apparaître, dès le début, des cloisons irrégulières.

Baldingera arundinacea. — La figure 2 (pl. XIV) représente une section longitudinale du sommet de la tige du *Baldingera arundinacea;* même structure au sommet, indépendance des trois histogènes correspondant à l'épiderme, à l'écorce et au cylindre central, une seule cellule au sommet pour l'écorce. Le *Baldingera* ne diffère du *Phragmites* que par un plus grand diamètre dans le cylindre central et par un cloisonnement tangentiel plus précoce dans l'assise génératrice de l'écorce.

La section longitudinale d'un bourgeon axillaire de *Baldingera* est représentée dans la figure 3. L'indépendance des trois histogènes y est parfaitement évidente ; mais il m'a été impossible de décider si l'épiderme, l'écorce et le cylindre central du bourgeon avaient chacun une origine distincte dans un des histogènes de la tige, ou bien si, au début, ils étaient confondus en une ou deux assises de cellules de la tige. Pour résoudre cette question, il faudrait examiner un grand nombre de bourgeons très jeunes à divers états de développement; l'avenir me permettra peut-être de résoudre cette question. Je limite actuellement mes conclusions, en ce qui concerne les Graminées, à la présence de trois histogènes distincts au sommet de la tige en voie de croissance.

NAIADACÉES.

Cymodocea æquorea. — Les feuilles du *Cymodocea æquorea* ont une disposition distique très avantageuse pour le sujet qui nous occupe. Cette disposition permet de faire, dans cette plante, des sections longitudinales qui seront parallèles au faisceau médian de chaque feuille et à l'axe de chaque bourgeon axillaire; une semblable coupe est représentée dans son ensemble par la figure 4 (pl. XIV). Si nous examinons à un plus fort grossissement le sommet de cette coupe (fig. 5, pl. XIV), nous croirons apercevoir une indépen-

dance complète entre trois histogènes disposés en trois assises de cellules, la première appartenant à l'épiderme, la seconde à l'écorce, la troisième au cylindre central; il faut examiner avec plus d'attention ce sommet pour en connaître la véritable structure et le mode de croissance.

Examinons ce sommet à un grossissement plus fort encore et conservons aux parois des cellules leurs épaisseurs relatives, nous aurons une image semblable à la figure 6.

L'épiderme seul apparaît comme ayant ses initiales destinctes, qui ne sont cloisonnées que perpendiculairement à la surface de la tige et ne prennent jamais de cloisons tangentielles.

Il n'en est pas de même dans l'assise sous-jacente : dépouillons, par la pensée, la tige de son épiderme et la figure que nous aurons sous les yeux sera de tout point comparable à celle que nous fournit une Gymnosperme ; la cellule (*i*) est l'initiale de tous les tissus sous-jacents à l'épiderme; elle vient de détacher d'elle vers la gauche un segment (*s*), au milieu duquel apparaîtra plus tard une cloison analogue à la cloison (*a*) qui sépare l'écorce du cylindre central. Dans la portion située en dehors de *a*, se différencient d'abord deux cellules : l'une nodale qui a déjà subi un cloisonnement tangentiel, l'autre internodale qui a pris une cloison radiale. Le segment nodal est ombré sur la figure.

L'examen du bourgeon axillaire (fig. 7) nous fait voir en *i* la cellule initiale de tout ce qui n'est pas l'épiderme, celui-ci n'ayant jamais de cloisons tangentielles.

Potamogeton lucens. — La figure 8 (pl. XIV) représente l'ensemble d'une coupe longitudinale axile d'une tige de *Potamogeton lucens*. Le bourgeon de gauche est représenté à un plus fort grossissement dans la figure 9, et son sommet dans la figure 10.

Ici, de même que dans le *Cymodocea æquorea*, on peut constater que l'épiderme a une initiale distincte, dans laquelle n'apparaît jamais de cloison tangentielle, tandis que la cellule (*i*), qui lui est sous-jacente et qui est ombrée sur la

figure 10, est une initiale commune à l'écorce et au cylindre central. Beaucoup plus volumineuse que les voisines, elle vient de subir un cloisonnement tangentiel donnant une cellule inférieure (c) qui accroît le cylindre central, tandis que la petite cellule (i) se cloisonnera à droite et à gauche pour fournir des cellules à l'écorce.

Développement de la feuille. — La feuille se forme de même aux dépens d'une cellule de l'écorce, pour son parenchyme et ses faisceaux, et d'une cellule épidermique pour son épiderme; en un mot, elle a de même que la tige deux initiales distinctes. En réalité, il y a un arc de cellules corticales pour servir à la formation de chaque feuille; ces cellules corticales que l'on peut désigner sous le nom de cellules corticales nodales, s'accroissent radialement et prennent une cloison tangentielle avant leurs congénères. Des deux cellules ainsi formées, l'extérieure seule s'accroît beaucoup, l'interne reste courte et se différencie sur place (fig. 1, pl. XV). De plus, parmi les cellules qui constituent l'arc générateur de la feuille, il en est une qui occupe le milieu de l'arc et qui correspond au futur faisceau médian. C'est une cellule cunéiforme qui termine la feuille à son sommet. Elle est ombrée dans la figure 2, qui représente la section longitudinale d'une feuille en voie de développement.

Hanstein avait déjà étudié le *Potamogeton*, sans donner de figure du méristème terminal de cette plante. Il la considère comme ayant dermatogène, périblème et plérome distincts : cela peut être le résultat d'une observation un peu inattentive. La figure 9 (pl. XIV) représente une coupe de Potamot où l'on pourrait croire à première vue que cette plante a trois initiales distinctes.

On le voit, nos observations sur les Naïadées diffèrent de celles d'Hofmeister relatives au *Zostera marina*, dont nous n'avons pas eu de bons échantillons pour l'anatomie.

JONCÉES.

Luzula maxima. — La tige du *Luzula maxima*, dont la

figure 3 (pl. XV) représente une coupe longitudinale au sommet, possède un épiderme toujours distinct, dans lequel on ne voit jamais se former de cloisons tangentielles; il est donc formé tout entier aux dépens d'une cellule initiale terminale. Les tissus qui lui sont sous-jacents, écorce et cylindre central, dérivent tous deux d'une cellule initiale de forme variée; elle semble cubique quand elle vient de prendre une cloison horizontale, elle paraît pyramidale quand elle a subi des cloisonnements obliques. Les segments inférieurs, détachés par des cloisons horizontales, semblent fournir uniquement à l'accroissement de la moelle. Dans les segments latéraux, la première cloison formée sépare l'écorce du cylindre central.

Les feuilles et les rameaux ont également deux initiales, l'une pour l'épiderme, la seconde servant à la fois à l'écorce et au cylindre central.

ALISMACÉES.

Hydrocleis Humboldtii. — L'indépendance de l'épiderme et son origine aux dépens d'initiales propres peut se constater dans cette plante avec tout autant de netteté que dans celles qui précèdent, et comme cette indépendance est un fait général chez les Angiospermes, il semblerait presque inutile d'y insister, si dans quelques cas particuliers le contraire n'avait été affirmé. Mais il n'en est pas de même pour l'écorce et le cylindre central; ceux-ci ont une origine commune et se forment aux dépens d'une cellule terminale sous-épidermique (*i*) (fig. 4, pl. XV) de forme à peu près pyramidale, qui se cloisonne parallèlement à ses faces latérales, pour fournir des segments dont la première cloison tangentielle est la limite interne de l'écorce. L'épiderme indépendant recouvre toutes les ramifications de la tige, feuilles et branches. Le parenchyme et les faisceaux foliaires sont formés, comme la tige elle-même, aux dépens d'une cellule initiale sous-épidermique, différenciée de bonne heure telle qu'on en voit une en (*i'*) sur la figure.

Alisma natans. — L'*Alisma natans* a le même mode de croissance terminale que l'*Hydrocleis*, avec un épiderme distinct et une initiale commune à l'écorce et au cylindre central (fig. 5, pl. XV).

Sagittaria sagittæfolia. — L'étude de la Sagittaire nous conduit aux mêmes conclusions. On peut voir, dans la figure 6, la tige dériver de la cellule initiale *i* et deux feuilles dériver des initiales *i'* et *i"*.

La concordance de tous ces résultats peut nous permettre de conclure que, dans les Alismacées, la tige n'a que deux initiales, une pour l'épiderme seul et une pour l'écorce et le cylindre central. Ce fait vient à l'appui de ce qu'on sait de la structure d'une tige d'*Hydrocleis*. Les faisceaux y sont distincts les uns des autres et entourés chacun d'un endoderme spécial ; or ceci ne se conçoit qu'à la condition que le parenchyme conjonctif du milieu de la tige ait même origine que le parenchyme conjonctif sous-épidermique. C'est dans ce parenchyme général que se différencient les faisceaux et cette différenciation est très précoce. Les cellules ombrées sur la figure 14 sont les cellules génératrices du faisceau libéroligneux, qui se cloisonnent longitudinalement pour fournir des tubes criblés et des vaisseaux.

COMMÉLINÉES.

Tradescantia Martensii. — Dans le *Tradescantia Martensii*, les feuilles ont une disposition tristique et l'on peut facilement faire passer une coupe axiale de la tige par les faisceaux médians d'une série de feuilles superposées, ce qui éclaire l'observateur sur l'origine de la tige, des feuilles et des bourgeons, le cas échéant.

Examinons la figure 7 (pl. XV), qui représente une section ainsi faite dans la tige du *Tradescantia Martensii*. L'épiderme de la tige est absolument distinct et enveloppe étroitement la tige et toutes ses ramifications. L'écorce au sommet n'a qu'une assise de cellules, qui accompagne l'épiderme quand celui-ci fait une saillie, première ébauche de feuille.

Le cylindre central a une initiale distincte des précédentes, qui se comporte comme la cellule terminale unique d'une tige de Conifère, donnant des segments inférieurs pour la moelle et des segments latéraux qui fourniront des faisceaux libéroligneux.

Quant au faisceau foliaire, il se développe, en même temps que la feuille, aux dépens d'une cellule qui primitivement faisait partie du cylindre central. Il y a donc indépendance complète des trois histogènes, non seulement dans le développement de la tige, mais encore dans celui de la feuille.

LILIACÉES.

Asparagus officinalis. — Au sommet de la tige d'*Asparagus officinalis,* on distingue nettement trois assises de cellules. La première, l'épiderme, reste toujours simple; la seconde ne prend que des cloisons radiales et par suite reste simple jusqu'à la première feuille formée; la troisième, qu'on reconnaît à cela pour être initiale du cylindre central, se cloisonne dans tous les sens et fournit un massif de cellules, très volumineux par rapport à l'écorce. Le développement considérable du cylindre central et la régularité assez grande de sa première assise de cellules ont pu faire considérer celle-ci comme une deuxième assise corticale; mais il n'est plus possible de commettre cette erreur quand on voit le cylindre central d'un bourgeon provenir de cette assise.

Hanstein est déjà arrivé aux mêmes conclusions au sujet du *Polygonatum.*

SCITAMINÉES.

Costus arabicus. — Au sommet de la tige du *Costus arabicus* (fig. 8, pl. XV), l'épiderme et l'écorce sont parfaitement distincts et celle-ci ne possède qu'une seule assise de cellules, dont les cloisons radiales alternent d'une part avec celle de l'épiderme, d'autre part avec celles du cylindre central. Ce dernier possède une cellule initiale, qui engendre le tissu conjonctif et les faisceaux. Les cellules qui devien-

dront des faisceaux sont bientôt distinctes des autres; elles s'allongent dans un seul sens et se cloisonnent d'abord parallèlement à leur allongement; plus tard elles prennent de petites cloisons transversales.

Origine des feuilles. — Jusqu'à l'apparition de la première feuille, l'écorce n'a qu'une assise de cellules. La feuille apparaît comme une bosse du cylindre central due à la croissance des cellules génératrices du faisceau; cette bosse est recouverte à son début par une assise corticale unique, qui croît en même temps qu'elle, et par l'épiderme.

Canna Warczewitzii. — La même description peut s'appliquer également au *Canna Warczewitzii*, représenté par la la figure 9. Ces deux méristèmes ont une grande ressemblance avec celui du *Tradescantia Martensii;* le nombre des histogènes est le même et leur indépendance s'observe avec la même netteté. Hanstein était déjà arrivé à la même conclusion pour une autre espèce de *Canna*.

HYDROCHARIDÉES.

Elodea canadensis. — Parmi les Hydrocharidées, l'*Elodea* a été un sujet d'étudepour un grand nombre d'observateurs; MM. Sanio, Naegeli, Luersen, Warming, Magnus, Kny, Korschelt, de Klercker, P. Groom ont tour à tour étudié sa croissance et émis des opinions variées. La plus ancienne appartient à Sanio : il reconnaît à l'*Elodea* un cylindre central distinct, ayant son initiale propre et entouré de deux assises de cellules au sommet, qui toutes deux appartiennent à l'écorce et que l'épiderme recouvre; en somme, l'*Elodea* posséderait trois histogènes distincts, celui de l'écorce ayant deux assises de cellules. L'indépendance du dermatogène est admise par MM. Luersen, Warming, Kny, de Klercker, P. Groom; MM. Luersen et Warming n'admettent pas de limite nette entre l'écorce et le cylindre central; M. Magnus pense qu'ils se séparent tardivement; MM. Nægeli et Korschelt croient à la présence d'une cellule initiale unique; Hanstein y voit trois histogènes distincts.

Pour ma part, je reconnais à l'*Elodea* un épiderme distinct indépendant ayant son initiale propre, mais au-dessous de cet épiderme, une cellule initiale unique commune à l'écorce et au cylindre central (*i*) (fig. 10, pl. XV), et cela aussi bien dans le méristème terminal de la tige que dans celui d'un bourgeon.

L'écorce a de très bonne heure deux assises de cellules, avant même que la première bosse qui dénote la formation d'une feuille ait apparu; il faut distinguer parmi ces cellules deux catégories, les cellules nodales et les cellules internodales. Les premières forment les diaphragmes horizontaux aux nœuds de la tige et se différencient suivant des rayons correspondant aux feuilles en éléments vasculaires, tandis que dans les secteurs intermédiaires à ces rayons elles sont rondes ou ovales et laissent entre elles des méats sans importance. Les cellules internodales, séparées de bonne heure les unes des autres par des méats visibles sur une coupe transversale, s'accroissent de façon à laisser entre elles des lacunes allongées parallèles à l'axe de la tige occupant toute la longueur d'un entre-nœud.

La feuille n'a pas en réalité de parenchyme. En dehors des nervures, elle se réduit à ses deux assises épidermiques, (fig. 13 et 14); aux nervures, elle ne contient que des éléments à parois très minces, allongés, constituant un faisceau qui dérive d'une cellule nodale de l'écorce de la tige. On y distingue un vaisseau et un tube criblé.

Le bourgeon naît à l'aisselle d'une feuille, formant son épiderme aux dépens de l'épiderme de la tige, son écorce et son cylindre central aux dépens d'une cellule corticale. Quand le bourgeon est complètement développé, son cylindre central s'insère sur le faisceau foliaire, au milieu de son trajet horizontal dans l'écorce de la tige.

Toutes ces particularités de l'*Elodea canadensis* dérivent de ce fait que l'écorce se dédouble avant l'apparition des feuilles et des bourgeons.

Stratiotes aloides. — Dans le *Stratiotes aloides*, l'épiderme

est, comme toujours, parfaitement distinct et recouvre, en conservant son individualité, toutes les ramifications de la tige. Nulle part, dans le *Stratiotes*, quel que soit l'âge du point de la tige considéré, on ne voit de limite nette entre une écorce et un cylindre central (fig. 14, pl. XV).

Le sommet de la tige possède donc deux histogènes seulement, un pour l'épiderme et un autre qui fournit à la fois des éléments au tissu conjonctif général et aux faisceaux.

L'épiderme foliaire dérive de l'épiderme de la tige; mais tout le tissu sous-jacent à l'épiderme, parenchyme et faisceaux, dérive d'une seule cellule corticale.

L'étude du *Vallisneria spiralis* et de l'*Hydrocharis morsus-ranæ* conduit aux mêmes conclusions que celle de l'*Elodea* et du *Stratiotes*.

On peut donc dire que, dans les Hydrocharidées, il n'y a que deux histogènes distincts, dont un pour l'épiderme et un pour l'écorce et le cylindre central.

CONCLUSIONS.

Le nombre des Monocotylédones dont on a étudié le mode de croissance terminale s'élève à 23, que l'on peut diviser en deux catégories :

1° Celles qui ont trois initiales distinctes, parmi lesquelles nous pouvons citer des Graminées (*Phragmites*, *Baldingera*, *Zea*), des Commélinées (*Tradescantia*), des Liliacées (*Asparagus*, *Polygonatum*), des Scitaminées (*Canna*, *Costus*).

2° Celles qui ont deux initiales distinctes, parmi lesquelles nous pouvons citer des Naïadées (*Cymodocea*, *Potamogeton*), des Joncées (*Luzula*), des Alismacées (*Hydrocleis*, *Alisma*, *Sagittaria*), des Hydrocharidées (*Elodea*, *Stratiotes*, *Vallisneria*, *Hydrocharis*).

CHAPITRE SECOND

DICOTYLÉDONES.

APÉTALES SUPÉROVARIÉES.

URTICÉES.

Humulus Lupulus. — Dans le Houblon, l'épiderme est distinct, aussi bien au sommet que sur les flancs, et ne prend pas de cloisons tangentielles; il dérive tout entier d'une seule initiale qui lui est propre. La cellule sous-jacente à l'épiderme, au sommet, se montre tantôt beaucoup plus grande que les cellules voisines, tantôt plus petite; dans le premier cas, elle va se cloisonner tangentiellement; dans le second, elle a subi un cloisonnement tangentiel (fig. 1, pl. XVI).

La cellule détachée vers le bas sert à l'accroissement du cylindre central; la cellule génératrice en question subit alors des cloisonnements radiaux parallèles à ses faces latérales et détache tout autour d'elle des cellules qui n'auront pas toutes le même sort.

Les unes restent indivises, elles constituent toute l'écorce au point considéré ; les autres s'accroissent dans le sens radial et seront génératrices de feuilles et de bourgeons pour tout ce qui n'est pas l'épiderme. La cellule sous-épidermique, génératrice du parenchyme et des faisceaux foliaires, se cloisonne d'abord obliquement et prend un aspect tétraédrique ou cunéiforme, détachant des segments parallèles à ses faces latérales, et continue à grandir pour se cloisonner encore, de sorte que sa dimension varie beaucoup suivant que le moment où on la considère précède ou suit un cloisonnement (fig. 2, pl. XVI).

La cellule génératrice du bourgeon qui doit se former à l'aisselle de la feuille reste plus longtemps indivise que les

cellules de la portion d'écorce située au-dessous d'une feuille en voie de croissance. En effet, dès que le bourrelet foliaire apparaît, ces cellules se cloisonnent et l'écorce en ce point est formée de deux assises; un peu plus bas elle en a un plus grand nombre.

La cellule génératrice du bourgeon se comporte comme la cellule terminale de la tige : chacun de ses allongements, soit en hauteur, soit en largeur, étant suivi de la formation d'une cloison perpendiculaire à la direction de l'allongement.

PLATANÉES.

Hanstein cite le *Platanus* comme ayant trois histogènes distincts.

SALICINÉES.

Salix fragilis. — Dans le *Salix fragilis*, l'épiderme, l'écorce et le cylindre central ont une origine bien nettement distincte et possèdent chacun leurs initiales propres. L'épiderme est formé d'une assise de cellules cubiques, quelquefois moins larges que hautes, qui deviennent tabulaires quand la tige ou la feuille ont subi une croissance intercalaire. L'écorce n'a qu'une assise de cellules, qui ne se dédouble qu'après la formation de la première feuille ou du premier bourgeon. Le cylindre central a une cellule terminale unique, qui se cloisonne horizontalement pour fournir la moelle et radialement pour fournir les faisceaux. Le cylindre central du bourgeon, de même que les faisceaux foliaires, sont des diverticules du cylindre central de la tige (fig. 3, 4 et 5, pl. XVI).

Dans cette plante, la limite entre l'épiderme et l'écorce, de même qu'entre l'écorce et le cylindre central, est d'autant plus nette que les cellules de l'écorce ont leurs cloisons radiales alternes avec celles de l'épiderme et celles du cylindre central.

Les bourgeons axillaires du *Salix fragilis* sont tardifs et ne se différencient qu'à une époque où l'écorce a déjà plus d'une seule assise de cellules. L'épiderme du bourgeon a pour ini-

tiale une cellule de l'épiderme de la tige, son écorce a pour initiale une cellule de la première assise corticale, tandis que le cylindre central, ayant ses cellules non encore différenciées et sur le même rang que les cellules de l'écorce avoisinantes, ne laisse point apercevoir sa véritable origine.

Hanstein avait déjà reconnu trois initiales dans le *Populus*.

POLYGONÉES.

Polygonum amphibium. — Dans le *Polygonum amphibium*, dont la figure 6 représente le sommet, et la figure 7 un bourgeon latéral, on distingue un épiderme parfaitement net, qui ne se cloisonne jamais tangentiellement et qui recouvre sans discontinuité la tige et toutes ses ramifications. Dans la figure 6, la cellule génératrice (*i*) vient de détacher vers le bas un segment pour l'accroissement du cylindre central; dans la figure 7, elle vient de détacher à gauche un segment pour l'écorce. Il n'y a donc que deux initiales en tout.

Dans la figure 6 on peut voir à gauche le début d'un bourgeon ; il y a sous l'épiderme une grande cellule, c'est la cellule génératrice commune à l'écorce et au cylindre central. Je me trouve en désaccord avec Hanstein au sujet du nombre des initiales du *Polygonum;* il indique trois histogènes distincts là où je n'en vois que deux; il ne donne aucun dessin du méristème de cette plante; toutefois je crois qu'on peut s'expliquer son erreur en admettant qu'il a considéré la cloison horizontale de la cellule terminale comme définitive et marquant, une fois pour toutes, la limite entre le cylindre central et l'écorce.

Nous avons constaté, au contraire, que la cellule terminale sous-épidermique était constamment l'objet d'un cloisonnement horizontal centrifuge fournissant des segments au cylindre central pendant toute la durée de la croissance terminale.

Les Apétales supérovariées nous offrent donc deux cas à considérer pour la tige :

1° Le cas de deux initiales seulement, représenté par des Urticées (*Humulus*) et des Polygonées (*Polygonum*);

2° Le cas de trois initiales, représenté par les Salicinées (*Salix*, *Populus*).

APÉTALES INFÉROVARIÉES.

CUPULIFÈRES.

Hanstein considère l'*Alnus* comme ayant trois histogènes distincts. Je n'ai pas étudié cette plante, mais l'examen approfondi que j'ai fait du *Carpinus Betulus* m'empêche d'adopter ses conclusions; Hanstein ne figure d'ailleurs aucun méristème terminal d'*Alnus*.

Carpinus Betulus. — Considérons le sommet en voie de croissance de cette plante (fig. 8, pl. XVI). Au-dessous d'un épiderme parfaitement distinct formé de larges cellules, nous voyons un massif de petites cellules analogues au sommet d'une Gymnosperme. La plus petite cellule de ce massif (*i*) est la cellule initiale commune à l'écorce et au cylindre central; elle faisait partie d'une cellule pyramidale qui vient de détacher vers le bas un segment pour le cylindre central; mais ce segment inférieur n'engendre pas tout le cylindre central; la cellule terminale s'allonge ensuite et prend des cloisons parallèles à ses faces latérales et dans les segments ainsi formés apparaît une première cloison tangentielle qui est la limite entre l'écorce et le cylindre central. On peut facilement reconnaître à leur contour plus foncé les segments latéraux détachés de la cellule terminale. Dans chacun d'eux la cloison (*a*) limite intérieurement l'écorce; on peut voir sur la droite de la figure, à l'aisselle de la première feuille, une cellule corticale non dédoublée tangentiellement, tandis que des cellules corticales plus jeunes ont une cloison tangentielle. Cette cellule corticale non dédoublée est la cellule génératrice de l'écorce et du cylindre central d'un bourgeon. La figure suivante montre un deuxième état du

bourgeon dont la cellule (*i*) est la cellule génératrice sous-épidermique ; la figure 9 nous montre un bourgeon où cette cellule génératrice s'est accrue en se cloisonnant parallèlement à trois directions.

La feuille s'accroît de même aux dépens de deux initiales seulement : l'une pour l'épiderme, la seconde pour le parenchyme et les faisceaux. L'accroissement de la tige des Cupulifères est donc analogue à celui des Urticées et des Polygonées.

LORANTHACÉES.

Le *Viscum* est cité par Hanstein comme ayant trois histogènes distincts ; nous n'avons point étudié cette plante.

BÉGONIACÉES.

Begonia castaneæfolia. — Le *Begonia* ne possède que deux initiales distinctes ; la première pour l'épiderme, la seconde commune à l'écorce et au cylindre central. Cette dernière, de forme à peu près cubique, se cloisonne parallèlement à cinq de ses faces, fournissant des segments inférieurs pour le cylindre central. La première cloison, formée horizontalement dans les segments latéraux, détache vers le bas une cellule qui appartient également au cylindre central. Le sommet de la tige est presque complètement plat.

Au résumé, les Apétales inférovariées nous offrent deux exemples de tiges n'ayant que deux initiales distinctes : Cupulifères (*Carpinus*) et Bégoniacées (*Begonia*).

DIALYPÉTALES SUPÉROVARIÉES.

RENONCULACÉES.

Ranunculus Flammula. — L'épiderme, l'écorce et le cylindre central sont distincts au sommet de la tige et l'écorce, formée d'une seule assise de cellules, reste indivise jusqu'à l'apparition d'un bourgeon ou d'une feuille. Ce n'est qu'au-

dessous de la première feuille formée, qu'elle prend des cloisons tangentielles (fig. 12, pl. XVI).

Hanstein avait déjà étudié le *Delphinium* et y avait vu trois histogènes distincts, ce qui porte à deux le nombre des genres de Renonculacées étudiées à ce point de vue.

BERBÉRIDÉES.

Berberis vulgaris. — Dans le *Berberis vulgaris*, deux assises sont parfaitement nettes au sommet de la tige. La première assise est l'épiderme, avec son initiale propre, la seconde l'écorce avec son initiale propre distincte, tandis que tous les tissus sous-jacents appartenant au cylindre central dérivent aussi d'une initiale spéciale qui ne se confond jamais avec les précédentes.

Dans la formation des feuilles, on peut constater que l'épiderme de la feuille dérive de l'épiderme de la tige, le parenchyme de la feuille dérive de l'écorce de la tige et ses faisceaux du cylindre central.

Le cylindre central d'un bourgeon dérive de même du cylindre central de la tige; au moment où un bougeon apparaît, l'écorce n'a qu'une assise de cellules.

LAURACÉES.

Laurus nobilis. — Dans le *Laurus nobilis*, la tige ne possède que deux initiales distinctes : une pour l'épiderme, qui ne se cloisonne jamais tangentiellement, une seconde pour l'écorce et le cylindre central (fig. 13, pl. XVI).

La cellule génératrice commune à l'écorce et au cylindre central subit un cloisonnement tangentiel et se divise en deux segments, dont l'inférieur appartient au cylindre central; après quoi, le segment sous-épidermique se cloisonne parallèlement à ses faces latérales et fournit tout autour de lui des cellules qui auront un sort différent suivant qu'elles seront cellules nodales ou cellules internodales. Les cellules internodales se cloisonnent tangentiellement les premières; on ne peut avoir aucun doute à cet égard, non plus qu'au

sujet de la limite de l'écorce et du cylindre central, car on voit apparaître les plissements caractéristiques de l'endoderme dans la cellule interne provenant du premier cloisonnement tangentiel d'une cellule corticale. La cellule corticale nodale non encore différenciée fournira plus tard le parenchyme et les faisceaux d'une feuille, ou bien, l'écorce et le cylindre central d'un bourgeon.

HYPÉRICACÉES.

Hypericum balearicum. — Une section longitudinale du sommet de la tige de l'*Hypericum balearicum* manifeste clairement trois initiales distinctes : la première pour l'épiderme, la seconde pour l'écorce, la troisième pour le cylindre central (fig. 14, pl. XVI). Il n'en est pas de même pour la feuille ; elle ne possède que deux initiales distinctes : l'une pour l'épiderme, la seconde étant commune au parenchyme et aux faisceaux et dérivant d'une cellule corticale de la tige, qui commence à croître et à se diviser à un âge où l'écorce de la tige n'a qu'une seule assise de cellules (fig. 15, pl. XVI). Cette cellule, d'abord carrée, se cloisonne parallèlement à sa base, puis parallèlement à ses faces latérales et prend un aspect de pyramide tronquée. Les segments inférieurs donnent le faisceau médian, les segments latéraux, le parenchyme.

EUPHORBIACÉES.

Le *Ricinus* est considéré par Hanstein comme ayant trois histogènes ; il ne figure aucune coupe de cette plante.

GÉRANIACÉES.

Parmi les Géraniacées, Hanstein cite l'*Impatiens* et le *Geranium* comme ayant trois histogènes distincts.

CRASSULACÉES.

Hanstein cite le *Sedum* comme ayant trois histogènes distincts.

CRUCIFÈRES.

Hanstein signale trois histogènes distincts dans le *Cochlearia*.

CARYOPHYLLÉES.

Dianthus calocephalus. — Le *Dianthus calocephalus* ne possède que deux initiales distinctes : une pour l'épiderme, et une seconde commune à l'écorce et au cylindre central. La cellule terminale sous-épidermique se cloisonne parallèlement à ses faces latérales et fournit autour d'elles des segments dans chacun desquels apparaît une cloison qui est la limite entre l'écorce et le cylindre central. L'écorce, simple assez longtemps, ne se cloisonne qu'après l'apparition des bourgeons et des feuilles (fig. 16, pl. XVI).

L'épiderme de la tige recouvre les bourgeons et les feuilles ; ceux-ci ont, comme la tige elle-même, deux initiales seulement, dont l'une est épidermique, tandis que la seconde engendre le cylindre central et l'écorce.

Toutefois Hanstein cite comme ayant trois histogènes le *Dianthus*, le *Silene*, le *Lychnis*, le *Saponaria*. Mais comme il ne figure aucune de ces plantes, on nous permettra de révoquer en doute ses affirmations, d'autant plus que notre observation du *Dianthus* est en désaccord avec la sienne.

SAPINDACÉES.

Hanstein figure une coupe d'*Æsculus Hippocastanum* dans laquelle le périblème aurait au moins trois assises de cellules au sommet, ce qui contredit singulièrement les conclusions d'Hofmeister qui voyait, il est vrai, dans une autre Sapindacée, l'*Acer*, une seule cellule terminale. Tout en me rangeant à l'opinion d'Hanstein au sujet du nombre des histogènes, je crois devoir faire une réserve quant au nombre des initiales de l'écorce, qui pourrait être moins élevé.

Hanstein voit également dans le *Rhus* (Anacardiacée) trois histogènes distincts.

LÉGUMINEUSES.

L'étude du méristème terminal des Légumineuses, dont aucun exemple n'existe encore dans la science, m'a présenté deux cas distincts à considérer.

Dans le premier cas, dont l'*Anthyllis* et le *Lupinus* sont des exemples, le cylindre central et l'écorce ont une initiale commune. Dans le second, celui du *Trifolium* et de l'*Onobrychis*, l'écorce et le cylindre central sont séparés jusqu'au sommet de la tige. Celle-ci a par conséquent trois histogènes distincts.

Anthyllis montana (fig. 1 et 2, pl. XVII). — Une coupe longitudinale axiale du sommet de l'*Anthyllis montana* menée suivant le plan médian d'une série de feuilles est représentée figure 1. Le sommet en voie de croissance terminale est un cône à pointe mousse dont l'angle est assez aigu ; ce sommet est représenté dans la figure suivante (fig. 2) plus fortement grossi. L'épiderme est parfaitement distinct des tissus sous-jacents jusqu'au sommet de la tige, mais l'assise de cellules sous-jacentes, qui est au voisinage du sommet toute l'écorce, concorde exactement par ses cloisons radiales les plus importantes avec la première assise du cylindre central.

Le cylindre central tout entier se termine par une seule cellule, qui provient elle-même d'une cellule terminale unique qui engendre également l'écorce.

Une feuille provient de même de deux initiales : l'une génératrice de l'épiderme, la seconde génératrice du parenchyme et des faisceaux foliaires. Cette deuxième cellule génératrice est une cellule corticale faisant partie de l'unique rangée de cellules dont se compose l'écorce au moment où apparaît la première émergence foliaire.

Lupinus sativus. — Le *Lupinus sativus* est dans le même cas ; l'aspect général du méristème de cette plante diffère du méristème de la précédente par sa forme de dôme surbaissé, correspondant à une croissance en diamètre plus active que la croissance longitudinale.

Onobrychis Caput-galli. — L'*Onobrychis Caput-galli* possède également la forme d'un dôme à peu près sphérique au sommet de sa tige ; mais les trois histogènes de l'épiderme, de l'écorce et du cylindre central, ayant chacun une initiale distincte et unique, sont parfaitement nets (fig. 3 et 4, pl. XVII).

La feuille cependant ne possède que deux initiales, dont la première appartient à l'épiderme et la seconde à l'unique rangée des cellules corticales.

La formation de la tige et des feuilles est la même dans le *Trifolium repens*.

ROSACÉES.

Le *Prunus* est cité par Hanstein comme ayant trois histogènes distincts. Mes recherches m'ont permis d'ajouter à cet exemple ceux du *Cotoneaster*, du *Poterium*, du *Comarum*, du *Fragaria* et du *Potentilla*. Toutes ces plantes ont trois histogènes, et l'écorce (sauf dans le *Poterium*) n'est formée au sommet que d'une seule assise de cellules.

Le sommet du *Cotoneaster fragilis* est une surface très légèrement bombée, la croissance longitudinale du cylindre central y est très lente; elle est un peu plus rapide dans le *Potentilla splendens*, dans le *Fragaria indica* et dans le *Comarum palustre*. La figure 7, pl. XVII, qui représente le sommet du *Potentilla splendens*, ne laisse aucun doute sur la différenciation précoce des trois histogènes et la présence pour chacun d'une seule cellule terminale génératrice.

Poterium Sanguisorba. — De toutes les Rosacées que j'ai étudiées, le *Poterium* est la seule qui ait trois rangées de cellules au sommet de l'écorce. Il ne faut pas croire qu'un défaut d'axialité dans la coupe a pu causer ici une erreur d'observation. La coupe représentée par la figure 8 (pl. XVII) contient le faisceau médian de la feuille la plus voisine du sommet. L'écorce possède trois initiales dans l'échantillon que j'ai figuré, mais tout me porte à croire qu'en étudiant des sommets de jeunes plantes ou de tiges grêles j'aurais dé-

couvert un grand nombre de méristèmes où le nombre des initiales de l'écorce aurait été moindre.

CÉLASTRACÉES.

Hanstein figure le méristème terminal de l'*Evonymus japonicus*, où il reconnaît trois histogènes distincts, périblème, plérome et dermatogène; mais il attribue peut-être à tort à l'écorce plusieurs initiales superposées; de telle sorte que l'écorce possède au sommet plusieurs assises de cellules. Nous n'avons jamais rien vu d'analogue dans les coupes que nous avons faites d'*Evonymus europæus*.

Evonymus europæus. — La disposition opposée des feuilles de l'*Evonymus europæus* permet de faire des coupes parfaitement axiales de la tige passant par le plan médian de deux séries de feuilles en même temps que par le milieu de tous les bourgeons axillaires. On peut voir dans de semblables coupes avec la plus grande netteté l'indépendance absolue de l'écorce et du cylindre central; l'épiderme a, comme chez toutes les Angiospermes, son initiale propre et l'épiderme des feuilles a pour initale une cellule de l'épiderme de la tige.

L'écorce de la tige et le cylindre central ont également chacun une cellule initiale; il y en a donc trois en tout.

Une cellule de l'écorce engendre le parenchyme foliaire et une cellule du cylindre central le faisceau foliaire.

VITÉES.

Cissus quinquefolia. — Le *Cissus quinquefolia* ne possède que deux cellules initiales ; une, pour l'épiderme, une autre, pour l'écorce et le cylindre central. On peut voir, dans la figure 10 (pl. XVII) un épiderme parfaitement distinct dérivant d'une cellule cubique terminale et, sous cette cellule épidermique, une longue cellule en forme de pyramide qui vient de subir un cloisonnement tangentiel. Il ne faut pas confondre le segment supérieur provenant de ce cloisonnement avec une cellule génératrice de l'écorce.

Ce segment est actuellement la cellule initiale commune à l'écorce et au cylindre central et va se segmenter par des cloisons parallèles à ses faces latérales. Ces segments latéraux se cloisonneront à leur tour par une cloison tangentielle, qui sera la limite de l'écorce. Il y a donc dans le *Cissus* deux initiales seulement. L'écorce et le cylindre central ont une origine commune.

DIALYPÉTALES INFÉROVARIÉES.

SAXIFRAGÉES.

Le *Cunonia* et le *Ribes* sont indiqués par Hanstein comme ayant trois histogènes distincts ; à ces deux exemples, j'ajoute celui du *Saxifraga sarmentosa.*

Saxifraga sarmentosa. — L'épiderme de la tige (fig. 11, pl. XVII) dérive comme toujours d'une initiale qui lui est propre et qui termine l'axe ; c'est une cellule de cet épiderme, à quelque distance du sommet, qui à son tour devient génératrice de l'épiderme d'une feuille. L'écorce n'a qu'une seule assise de cellules dans toute la longueur du premier entrenœud ; elle dérive d'une seule cellule initiale sous-épidermique et engendre le parenchyme foliaire. Le cylindre central possède également une seule initiale.

Le faisceau foliaire et le cylindre central d'un bourgeon empruntent leurs initiales au cylindre central de la tige. Il y a donc, dans les Saxifragées, d'après les recherches d'Hanstein et les miennes, trois histogènes distincts, c'est-à-dire trois cellules initiales superposées pour l'épiderme, l'écorce et le cylindre central.

LYTHRACÉES.

Lythrum virgatum. — Le *Lythrum virgatum* (fig. 12, pl. XVII) possède un sommet arrondi en sphère et formé d'un grand nombre de cellules dans lesquelles on reconnaît avec la plus grande netteté deux assises indépendantes, l'épiderme et l'écorce ayant chacun leur cellule initiale propre, et un

cylindre central dérivant d'une cellule initiale distincte des précédentes. L'épiderme, le parenchyme et le faisceau de la feuille semblent emprunter chacun une cellule initiale à l'histogène correspondant de la tige.

L'écorce se divise assez rapidement au-dessous de la première feuille formée et possède, dans le cas particulier, une demi-douzaine de cellules.

ŒNOTHÉRACÉES.

Trapa natans. — L'épiderme, l'écorce et le cylindre central du *Trapa natans* (fig. 1, pl. XVIII) sont parfaitement distincts les uns des autres au sommet et représentés chacun par une assise unique de cellules dont les cloisons radiales alternent avec celles de l'assise voisine.

Ces trois assises prennent une part égale à la formation des bourgeons et des feuilles.

Avant l'apparition de la première feuille, l'écorce n'a qu'une assise de cellules; elle ne commence à prendre des cloisons tangentielles qu'après la première feuille formée. Elle se divise alors en deux, quatre, six assises de cellules, en files longitudinales, qui s'écartent les unes des autres et laissent entre elles des méats longitudinaux qui n'occupent pas toute la longueur de l'entre-nœud (fig. 2 et 3, pl. XVIII).

Dans la moelle, les méats intercellulaires sont nombreux de très bonne heure et donnent lieu à des lacunes polyédriques dans la région nodale, cylindriques et allongées dans les régions internodales.

Le *Trapa natans* est une des plantes citées par Hanstein comme ayant trois histogènes distincts, le *Fuchsia* également.

Jussiæa grandiflora. — La différenciation des trois histogènes au sommet de la tige et l'indépendance des initiales de l'épiderme, de l'écorce et du cylindre central n'est pas moins nette que dans le *Trapa;* l'écorce ne possède également qu'une seule assise de cellules et le faisceau foliaire a pour initiale une cellule du cylindre central de la tige (fig. 4, pl. XVIII).

En résumé, d'après les recherches d'Hanstein comme d'après les miennes, les Œnothéracées ont trois initiales distinctes pour l'épiderme, l'écorce et le cylindre central.

HALORAGÉES.

Hippuris vulgaris. — L'*Hippuris vulgaris* (fig. 5, pl. XVIII) est une des Dicotylédones qui ont donné lieu au plus grand nombre de controverses. Sanio, de Bary, M. Kny, M. P. Groom, ont publié des descriptions de son sommet d'où on peut conclure que cette plante a trois histogènes distincts, mais que l'histogène de l'écorce est formé de plusieurs assises de cellules.

L'indépendance du cylindre central ne peut plus être mise en doute ; il se termine par un petit groupe de cellules dont deux sont visibles sur une coupe longitudinale. Elles subissent un cloisonnement tangentiel et radial qui donne naissance aux faisceaux et au tissu conjonctif indistinctement (fig. 6, pl. XVIII).

On peut voir facilement que l'épiderme n'a pas de cellule initiale commune avec l'écorce. La seule particularité remarquable de l'*Hippuris* est donc dans le développement de son écorce.

Entre l'épiderme et l'extrémité du cylindre central, on compte, en effet, 5, 4, 3 assises de cellules corticales, qui se dédoublent très prochainement : elles donnent naissance à plusieurs tissus différents.

L'assise corticale externe, immédiatement en contact avec l'épiderme, concourt avec celui-ci au développement de la feuille : l'épiderme de la feuille est formé uniquement et entièrement par l'épiderme de la tige, tandis que le parenchyme et les faisceaux foliaires sont engendrés par l'assise sous-épidermique. Sur la coupe représentée par la figure 7, on voit trois cellules sous-épidermiques s'accroître en soulevant l'épiderme : celle du milieu se dédouble par une cloison tangentielle ; de ses deux moitiés, la plus profonde fournira le faisceau foliaire, comme on le voit à un état un peu plus

avancé sur la même figure, tandis que la moitié supérieure, ainsi que les deux autres cellules primordiales, fourniront le parenchyme.

Les autres assises corticales se différencient de deux manières suivant qu'elles occupent la position d'un nœud ou d'un entre-nœud.

Le nœud se forme au niveau de la cellule médiane qui a donné naissance au faisceau foliaire. Les cellules nodales ont un sort différent suivant qu'elles sont uniquement destinées à former le plancher des lacunes ou qu'elles engendrent un faisceau foliaire. Dans le premier cas, elles se multiplient peu, s'arrondissent et laissent entre elles de petits méats. Dans le second cas, elles se cloisonnent parallèlement au rayon de la tige, s'allongent dans le sens du rayon et fournissent des faisceaux et des tubes criblés pour la feuille.

Dans l'entre-nœud, au contraire, les cellules croissent dans certaines directions seulement et se cloisonnent par des plans perpendiculaires à ces directions; laissant entre elles des méats quadrangulaires hexagonaux ou pentagoneux, elles donnent naissance à des lacunes de forme prismatique, dont l'axe a même longueur que l'entre-nœud, ayant 4, 5 ou 6 faces latérales formées par des lames d'une seule assise de cellules. Les bases supérieure et inférieure de ces lacunes prismatiques sont formées par les cellules nodales.

L'apparition des lacunes est aussi précoce que l'apparition des feuilles. Ce sont d'abord des méats qui, sur une coupe transversale de la tige, sont analogues aux méats qu'on rencontre généralement dans l'écorce interne des racines et qui, sur la coupe longitudinale, parcourent toute la longueur de l'entre-nœud, limités en haut et en bas par une cellule nodale.

Il existe dans l'*Hippuris vulgaris* deux sortes de bourgeons : les bourgeons foliaires et les bourgeons caulinaires. La formation du bourgeon caulinaire diffère totalement de la formation des feuilles. Tous les tissus de la tige participent à la formation des tissus du bourgeon. Voici un méristème

d'*Hippuris* (fig. 5), au voisinage duquel se forme un bourgeon. L'épiderme du bourgeon est la continuation de celui du tronc; les cinq assises corticales qui sont au sommet du bourgeon sont en continuité avec les cinq assises corticales du sommet de la tige; il en est de même pour le cylindre central, qui dérive des mêmes initiales que le cylindre central de la tige.

Le bourgeon foliaire dérive de la feuille à l'aisselle de laquelle il prend naissance; il est plus tardif que le premier, quoique très précoce. Son épiderme, son écorce et son cylindre central dérivent respectivement de l'épiderme, du parenchyme et du faisceau de la feuille à la base de laquelle il prend naissance (fig. 8).

MYRTACÉES.

Le *Melaleuca* et le *Callistemon* sont cités par Hanstein comme ayant trois histogènes distincts.

GAMOPÉTALES SUPÉROVARIÉES.

PRIMULACÉES.

Lysimachia vulgaris. — Les longues tiges flottantes du *Lysimachia vulgaris* se prêtent très bien à l'observation du méristème terminal. On y aperçoit avec une grande netteté, quatre rangées de cellules initiales. La première est l'épiderme ;la seconde l'écorce; la troisième engendre le péricycle et les faisceaux ; la quatrième la moelle. Les trois premières seulement prennent part à la formation des feuilles.

On remarque que, dans les tiges aquatiques, le sommet est moins élancé que dans les tiges dressées aériennes. Ici, le sommet est presque plat; la coupe a été faite dans un bourgeon à croissance lente. La figure que nous donnons du méristème terminal du *Lysimachia vulgaris* (fig. 9, pl. XVIII), diffère peu de celle que donne Hanstein pour le *Lysimachia Ephemerum;* et cependant Hanstein attribue à l'écorce de cette plante plusieurs assises d'initiales; peut-être Hanstein

a-t-il placé trop loin du sommet l'initiale du cylindre central? ou bien le *Lysimachia Ephemerum* a-t-il une écorce précocement dédoublée comme nous l'avons déjà observé pour d'autres plantes; nous ne pouvons répondre à cette question, n'ayant pas eu cette espèce à notre disposition; d'ailleurs, quelle que soit la réponse, le *Lysimachia* doit être considéré comme ayant trois histogènes distincts, d'après les observations d'Hanstein et les miennes.

SOLANÉES.

Le *Datura* a été étudié par Hanstein; il y voit trois histogènes distincts; à cet exemple nous joignons celui du *Petunia*.

Petunia violacea. — L'échantillon que nous avons étudié est une jeune plante obtenue par germination (fig. 1, pl. XIX). Les trois assises de cellules primordiales pour l'épiderme, l'écorce et le cylindre central y sont d'une netteté parfaite. Le cylindre central semble même posséder deux initiales distinctes dont l'une est pour les faisceaux, l'autre pour la moelle.

Les trois assises initiales de la tige prennent une part égale à la formation des feuilles; l'épiderme de la tige engendre celui de la feuille; l'écorce produit le parenchyme et le cylindre central forme le faisceau foliaire.

BORRAGINÉES.

Myosotis palustris. — Le méristème terminal du *Myosotis palustris* (fig. 2, pl. XIX) semble à première vue présenter quatre assises de cellules initiales, dont deux appartiendraient à l'écorce. En réalité, la première assise est l'épiderme et la seconde engendre toute l'écorce; la troisième, nettement séparée de la précédente comme de la suivante, engendre tout ce qui n'est pas la moelle, c'est-à-dire le péricycle, le liber et bois; en dedans, est un massif de cellules qui ne donnent que du parenchyme médullaire.

ASCLÉPIADÉES.

Hanstein admet trois histogènes distincts dans l'*Asclepias*.

OLÉACÉES.

Hanstein combat, à propos du *Fraxinus*, les conclusions d'Hofmeister et conteste la présence d'une seule cellule terminale dans cette plante. Nous nous rangeons absolument de son côté et nous ajoutons à ses observations sur le *Fraxinus* et le *Forsythia* nos observations personnelles sur le *Ligustrum vulgare*.

Ligustrum vulgare (fig. 3, pl. XIX). — L'indépendance des trois histogènes n'est pas douteuse dans cette plante, mais l'écorce, au lieu d'avoir une seule assise de cellules au sommet, en possède deux et pourrait en offrir un plus grand nombre. Voici le troisième exemple que nous rencontrons d'une écorce qui n'est pas simple au sommet; ces exemples sont rares et d'autant plus frappants. La tige seule présente cette particularité de structure que nous n'avons jamais rencontrée dans les racines.

SCROFULARIACÉES.

Gratiola officinalis. — La Gratiole officinale est une plante aquatique possédant deux sortes de tiges, les unes submergées (fig. 5), les autres aériennes (fig. 4), qui se prêtent également bien à l'étude du développement. On y remarque avec la plus grande netteté (fig. 6) quatre groupes de cellules initiales pour l'épiderme, l'écorce, la région fasciculaire et la moelle.

Les lacunes apparaissent de très bonne heure dans l'écorce et dans la moelle.

L'écorce du premier entre-nœud, qui n'a qu'une assise de cellules, est naturellement dépourvue de lacunes; mais celle de l'entre-nœud suivant en possède déjà deux ou trois cercles

et la moelle une vingtaine en tout, de telle sorte qu'une coupe longitudinale montre deux ou trois lacunes dans l'écorce et six ou sept dans la moelle.

Ces lacunes sont formées par un écartement très précoce des cellules dans toute la longueur de l'entre-nœud; dans l'écorce, sur une coupe transversale, elles apparaissent comme des méats quadrangulaires pentagonaux ou hexagonaux, bordés par des cellules qui deviennent dans l'entre-nœud suivant des plans de cellules parallèles à l'axe de la tige.

Veronica Beccabunga. — La tige du *Veronica Beccabunga* possède à son sommet trois assises de cellules initiales très nettes : la première, l'épiderme, ne se dédouble pas ultérieurement; la seconde, assise génératrice de l'écorce, reste simple jusqu'à la première feuille; la troisième, qui se dédouble très tôt, donne le péricycle, le liber et le bois, tandis qu'au-dessous d'elle un massif de cellules générateur de la moelle donne naissance à un certain nombre de files de cellules parallèles à l'axe de la tige (fig. 7, pl. XIX).

Au point où apparaît une feuille, l'écorce n'est formée que d'une assise de cellules, qui se recourbe en même temps que l'épiderme pour former le parenchyme de la feuille, tandis que la cellule sous-jacente s'accroît pour fournir le faisceau de la feuille s'il y en a un au point considéré.

Le parenchyme supérieur et le parenchyme inférieur de la feuille sont tous deux formés par un développement, en diverticule, de l'assise unique de l'écorce de la tige.

Le bourgeon situé à l'aisselle de la première feuille se développe, comme le sommet de la tige lui-même, aux dépens des quatre groupes d'initiales que le tronc lui fournit.

Scrofularia Ehrarti. — Le sommet de la tige est tout à fait aplati et l'on y aperçoit quatre assises de cellules horizontales assez semblables entre elles : la première est l'épiderme; la seconde, l'écorce en continuité parfaite avec le parenchyme des feuilles qui se dressent à droite et à gauche; la troisième, la région fasciculaire qui se continue avec le

faisceau foliaire; la quatrième, qui s'étale aussi latéralement jusqu'au raccord du faisceau foliaire avec le cylindre central, est l'assise génératrice de la moelle.

Scrofularia nodosa. — Même différenciation des tissus au sommet de la tige, qui est plus bombé que dans la plante précédente.

En résumé, chez les Scrofulariacées, les trois histogènes primitifs sont parfaitement distincts les uns des autres.

LABIÉES.

Ajuga reptans. — Dans l'*Ajuga reptans* (fig. 9, pl. XIX) les histogènes de l'épiderme, de l'écorce et du cylindre central sont parfaitement distincts au sommet de la tige et sont en continuité avec les assises génératrices analogues des bourgeons latéraux. Le cylindre central a au sommet une forme hémisphérique, tandis que l'écorce qui le tapisse n'a qu'une ou deux assises de cellules latéralement. L'écorce n'a qu'une assise de cellules au sommet de la tige, de même qu'au voisinage du premier bourgeon. Ce bourgeon a commencé son développement avant que le premier dédoublement de l'écorce ait eu lieu.

Mentha. — Dans les *Mentha* (fig. 8, pl. XIX), les assises génératrices de l'épiderme, de l'écorce, de la région fasciculaire et des cellules génératrices de la moelle sont parfaitement distinctes les unes des autres, et l'on peut voir une continuité parfaite entre l'écorce de la tige et le parenchyme foliaire, de même qu'entre les faisceaux de la tige et ceux de la feuille.

PLANTAGINÉES.

Littorella lacustris. — Au-dessous d'un épiderme formé jusqu'au sommet d'une assise de cellules indépendante de toutes les autres, on trouve un massif de cellules où l'écorce et le cylindre central se confondent (fig. 10, pl. XIX). La cellule terminale de ce massif est l'initiale commune à l'écorce

et au cylindre central. Elle subit, comme l'unique cellule terminale d'une Gymnosperme, des cloisonnements parallèles à ses faces latérales ; et les segments latéraux ainsi formés se dédoublent par des cloisons tangentielles, dont la première isole d'abord le cylindre central de l'écorce.

GAMOPÉTALES INFÉROVARIÉES.

CAMPANULACÉES.

Hanstein admet trois histogènes distincts au sommet de la tige du *Siphocampylus*.

CUCURBITACÉES.

Hanstein attribue aux *Bryonia* et *Sicyos* trois histogènes distincts ; l'étude que nous avons faite du *Cucumis anguina* conduit aux mêmes conclusions.

Cucumis anguina (fig. 11, pl. XIX).—L'épiderme, l'écorce et le cylindre central sont très nets ; l'écorce, n'ayant longtemps qu'une seule assise de cellules, est cependant parfaitement caractérisée et l'on peut même, dans certains cas, apercevoir des plissements endodermiques sur ses cloisons radiales jusqu'au voisinage du sommet.

RUBIACÉES.

Asperula lævigata. — L'*Asperula lævigata* (fig. 12, pl. XIX) possède trois histogènes distincts, ayant chacun une seule cellule initiale ; il y a donc trois initiales en tout pour la tige de cette plante. Nous ne pouvons rien affirmer relativement au développement des bourgeons et des feuilles.

CAPRIFOLIACÉES.

Hanstein admet trois histogènes distincts dans le *Sambucus* et dans le *Viburnum*. Nous pouvons, puisque Hanstein n'en a point donné la description, publier la figure du méristème terminal du *Viburnum Lantana*, qui vient à l'appui de

ses conclusions ; l'écorce de cette plante ne possède au sommet qu'une assise de cellules (fig. 13, pl. XIX).

Nous insistons sur ce fait, parce qu'il semble n'avoir eu pour Hanstein qu'une importance secondaire ; Hanstein s'est appliqué surtout à montrer que, dans la majorité des cas, l'épiderme, l'écorce et le cylindre central n'avaient pas une origine commune ; il lui importait peu de savoir si l'écorce était simple. Nous avons vu que, sauf dans des cas très rares, il en était ainsi. L'épiderme et le cylindre central n'offrent aucune particularité remarquable.

COMPOSÉES.

Hanstein admet trois histogènes distincts dans les Composées suivantes : *Aster, Inula, Helianthus, Silphium, Taraxacum.*

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous avons vu que les Apétales, dont nous avons observé six exemples, nous offrent quatre cas de tiges ayant deux initiales distinctes seulement ; les Dialypétales supérovariées, sur quinze familles étudiées, en ont cinq où la tige n'a que deux initiales ; les cinq familles de Dialypétales inférovariées ne nous ont montré que des tiges ayant trois histogènes distincts ; enfin, parmi les Gamopétales, il n'y a que les Plantaginées qui possèdent deux histogènes seulement.

On peut donc dire que, dans la très grande majorité des Dicotylédones, la tige est terminée par trois cellules initiales et, dans un petit nombre d'autres, par deux initiales seulement : dans ce cas, une initiale est commune à l'écorce et au cylindre central.

Chez les Monocotylédones, le cas de deux initiales est le plus fréquent.

Chez les Gymnospermes, la tige n'a partout qu'une seule cellule initiale à son sommet.

Le fait d'avoir au sommet de la tige une cellule terminale

unique s'ajoute à la présence d'un archégone pour lier plus étroitement les Gymnospermes aux Cryptogames vasculaires; tandis que la présence d'un épiderme indépendant est un caractère commun et exclusif aux Monocotylédones et aux Dicotylédones, servant à éloigner ces deux groupes de celui des Gymnospermes.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique du Muséum (Organographie et Physiologie), sous la direction de M. Ph. van Tieghem; qu'il me soit permis de lui exprimer ma reconnaissance pour les conseils éclairés et bienveillants que j'ai si souvent reçus de lui.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE XIII

SOMMET DE LA TIGE DES GYMNOSPERMES.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire d'Oberhauser avec un objectif de Prazmowski 7 ou 9; diminuées de moitié par la photographie, elles sont au grossissement d'environ 350 fois.

Les numéros placés en face des cloisons indiquent leur ordre d'apparition; *i*, désigne partout la cellule initiale; *a*, la limite du cylindre central; *m*, la cloison médio-corticale.

Fig. 1. — *Pinus rigida*. — Sommet de la tige.
Fig. 2. — *Picea excelsa*. — Sommet de la tige.
Fig. 3. — *Larix europæa*. — Sommet de la tige.
Fig. 4. — *Larix europæa*. — Bourgeon latéral.
Fig. 5. — *Abies cephalonica*. — Sommet de la tige.
Fig. 6. — *Araucaria excelsa*. — Sommet de la tige en voie de croissance.
Fig. 7. — *Araucaria excelsa*. — Sommet stationnaire.
Fig. 8. — *Dammara australis*. — Sommet de la tige.
Fig. 9. — *Cunninghamia sinensis*. — Sommet de la tige.
Fig. 10. — *Cryptomeria elegans*. — Sommet de la tige.
Fig. 11. — *Cupressus horizontalis*. — Sommet de la tige.
Fig. 12. — *Actinostrobus pyramidalis*. — Sommet de la tige.

Fig. 13 et 14. — *Libocedrus decurrens*. — Sommet de la tige. (La seconde à un grossissement de 175 fois.)
Fig. 15. — *Cupressus horizontalis*. — Sommet de la tige, à un état stationnaire.
Fig. 16. — *Juniperus phœnicea*. — Sommet de la tige.
Fig. 17. — *Frenela australis*. — Sommet de la tige.
Fig. 18. — *Taxus baccata*. — Sommet de la tige.
Fig. 19. — *Cephalotaxus Fortunei*. — Sommet de la tige.
Fig. 20. — *Ephedra distachya*. — Sommet de la tige.

PLANCHE XIV

Fig. 1. — *Phragmites communis*. — Sommet de la tige.
Fig. 2. — *Baldingera arundinacea*. — Sommet de la tige.
Fig. 3. — *Baldingera arundinacea*. — Bourgeon latéral.
Fig. 4. — *Cymodocea æquorea*. — Section longitudinale de la tige, montrant la disposition des bourgeons et des feuilles. Grossissement : 50 fois.
Fig. 5. — *Cymodocea æquorea*. — Bourgeon terminal à un plus fort grossissement.
Fig. 6. — *Cymodocea æquorea*. — Sommet fortement grossi. — *ep*, épiderme; *i*, cellule initiale commune à l'écorce et au cylindre central; *s*, segment latéral détaché d'elle; *a*, cloison séparant l'écorce du cylindre central; *f*, cellule génératrice d'une feuille.
Fig. 7. — *Cymodocea æquorea*. — Bourgeon axillaire.
Fig. 8. — *Potamogeton lucens*. — Section longitudinale du sommet de la tige en voie de croissance. Grossissement : 50 fois.
Fig. 9. — *Potamogeton lucens*. — Bourgeon latéral.
Fig. 10. — *Potamogeton lucens*. — Sommet d'un bourgeon latéral à un fort grossissement.

PLANCHE XV

Fig. 1. — *Potamogeton lucens*. — Section longitudinale de la tige. Formation d'une feuille en *f* et *f'*.
Fig. 2. — *Potamogeton lucens*. — Section longitudinale d'une feuille.
Fig. 3. — *Luzula maxima*. — Sommet de la tige.
Fig. 4. — *Hydrocleis Humboldtii*. — Sommet de la tige.
Fig. 5. — *Alisma natans*. — Sommet de la tige.
Fig. 6. — *Sagittaria sagittæfolia*. — Sommet de la tige.
Fig. 7. — *Tradescantia Martensii*. — Sommet de la tige.
Fig. 8. — *Costus arabicus*. — Sommet de la tige.
Fig. 9. — *Canna Warczewitzii*. — Sommet de la tige.
Fig. 10. — *Elodea canadensis*. — Sommet de la tige. — *ep*, épiderme; *i*, initiale commune à l'écorce et au cylindre central.
Fig. 11. — *Elodea canadensis*. — Bourgeon axillaire; au sommet de ce bourgeon, le trait de force qui semble séparer l'écorce du cylindre central est trop marqué ; c'est une cloison formée dans la cellule initiale commune à l'écorce et au cylindre central.
Fig. 12 et 13. — *Elodea canadensis*. — Développement de la feuille.
Fig. 14. — *Stratiotes aloides*. — Sommet de la tige.

PLANCHE XVI

Fig. 1. — *Humulus Lupulus.* — Sommet de la tige. — *ep*, épiderme; *i*, initiale commune à l'écorce et au sommet central.
Fig. 2. — *Humulus Lupulus.* — Section longitudinale d'une feuille.
Fig. 3. — *Salix fragilis.* — Ensemble de la section du sommet de la tige.
Fig. 4 et 5. — *Salix fragilis.* — Sommet de la tige à un plus fort grossissement.
Fig. 6 et 7. — *Polygonum amphibium.* — Sommet de la tige.
Fig. 8. — *Carpinus Betulus.* — Sommet de la tige.
Fig. 9. — *Carpinus Betulus.* — Bourgeon axillaire.
Fig. 10. — *Carpinus Betulus.* — Sommet d'un bourgeon.
Fig. 11. — *Begonia castaneæfolia.* — Sommet de la tige.
Fig. 12. — *Ranunculus Flammula.* — Sommet de la tige.
Fig. 13. — *Laurus nobilis.* — Sommet de la tige.
Fig. 14. — *Hypericum balearicum.* — Sommet de la tige.
Fig. 15. — *Hypericum balearicum.* — Sommet de la feuille.
Fig. 16. — *Dianthus calocephalus.* — Sommet de la tige.

PLANCHE XVII

Fig. 1. — *Anthyllis montana.* — Ensemble de la section longitudinale d'une tige.
Fig. 2. — *Anthyllis montana.* — Bourgeon terminal.
Fig. 3. — *Onobrychis Caput-galli.* — Ensemble de la section longitudinale d'une tige.
Fig. 4. — *Onobrychis Caput-galli.* — Sommet de la tige.
Fig. 5. — *Cotoneaster fragilis.* — Ensemble de la section longitudinale d'une tige.
Fig. 6. — *Cotoneaster fragilis.* — Sommet de la tige.
Fig. 7. — *Potentilla splendens.* — Sommet de la tige.
Fig. 8. — *Poterium Sanguisorba.* — Sommet de la tige.
Fig. 9. — *Evonymus europæus.* — Sommet de la tige.
Fig. 10. — *Cissus quinquefolia.* — Sommet de la tige.
Fig. 11. — *Saxifraga sarmentosa.* — Sommet de la tige.
Fig. 12. — *Lythrum virgatum.* — Sommet de la tige.

PLANCHE XVIII

Fig. 1. — *Trapa natans.* — Sommet de la tige.
Fig. 2. — *Trapa natans.* — Écorce du deuxième entre-nœud, sans lacunes.
Fig. 3. — *Trapa natans.* — Écorce du troisième entre-nœud avec formation de longs méats.
Fig. 4. — *Jussiæa grandiflora.* — Sommet de la tige.
Fig. 5. — *Hippuris vulgaris.* — Ensemble de la coupe d'un bourgeon terminal d'un rhizome avec un gros bourgeon axillaire.
Fig. 6. — *Hippuris vulgaris.* — Sommet de la tige.
Fig. 7. — *Hippuris vulgaris.* — Écorce d'une tige grêle avec formation de feuilles.
Fig. 8. — *Hippuris vulgaris.* — Formation de bourgeons foliaires.
Fig. 9. — *Lysimachia vulgaris.* — Sommet de la tige.

PLANCHE XIX

Fig. 1. — *Petunia violacea*. — Sommet de la tige d'une jeune germination.
Fig. 2. — *Myosotis palustris*. — Sommet de la tige.
Fig. 3. — *Ligustrum vulgare*. — Sommet de la tige.
Fig. 4. — *Gratiola officinalis*. — Ensemble de la section d'une tige aérienne.
Fig. 5. — *Gratiola officinalis*. — Ensemble de la section d'une tige submergée.
Fig. 6. — *Gratiola officinalis*. — Sommet de la tige aquatique.
Fig. 7. — *Veronica Beccabunga*. — Sommet de la tige.
Fig. 8. — *Mentha* (*sp.*). — Sommet de la tige.
Fig. 9. — *Ajuga reptans*. — Sommet de la tige.
Fig. 10. — *Littorella lacustris*. — Sommet de la tige.
Fig. 11. — *Cucumis anguina*. — Sommet de la tige.
Fig. 12. — *Asperula lævigata*. — Sommet de la tige.
Fig. 13. — *Viburnum Lantana*. — Sommet de la tige.

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME.

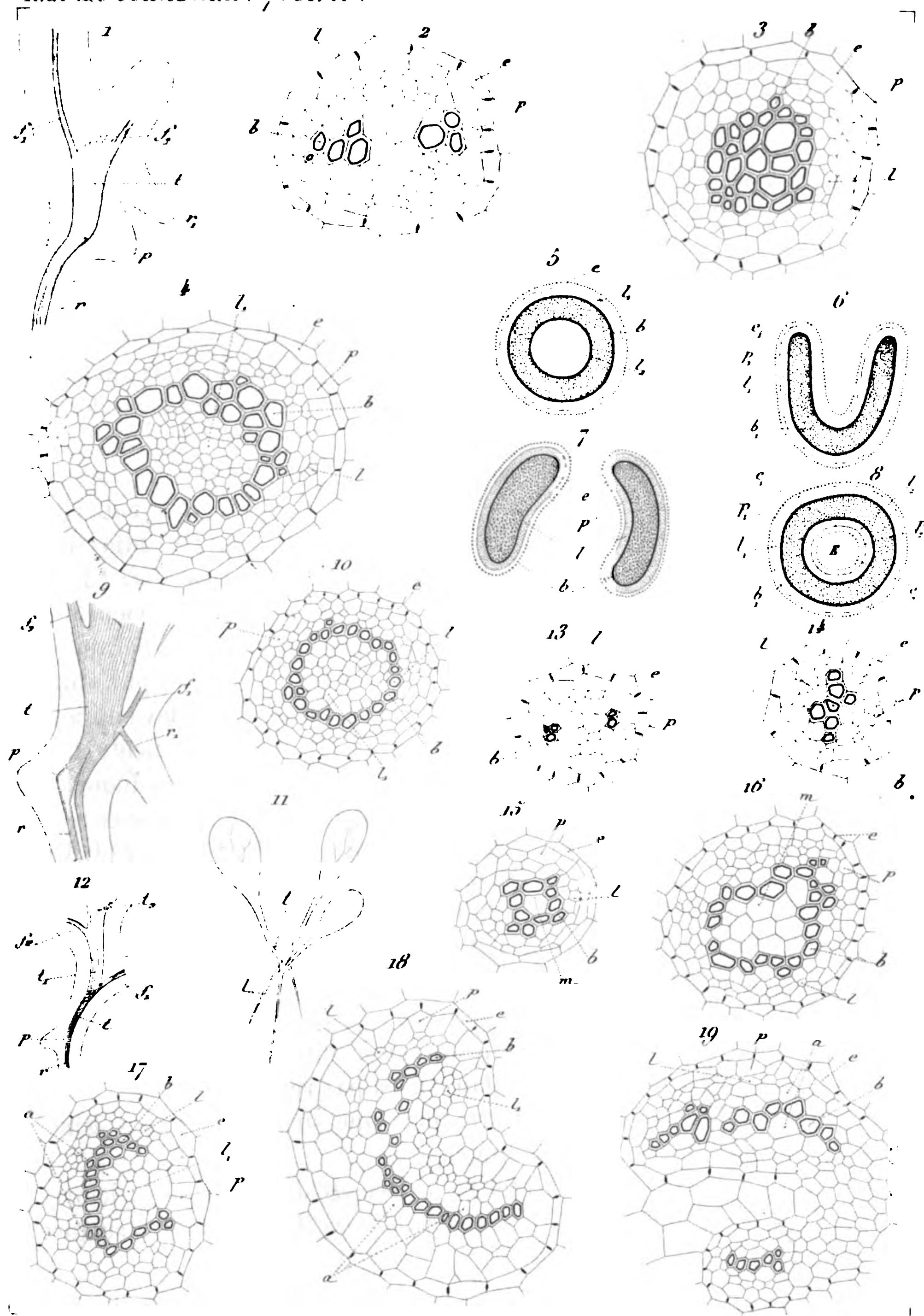
ORGANOGRAPHIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES.

TABLE DES MATIÈRES

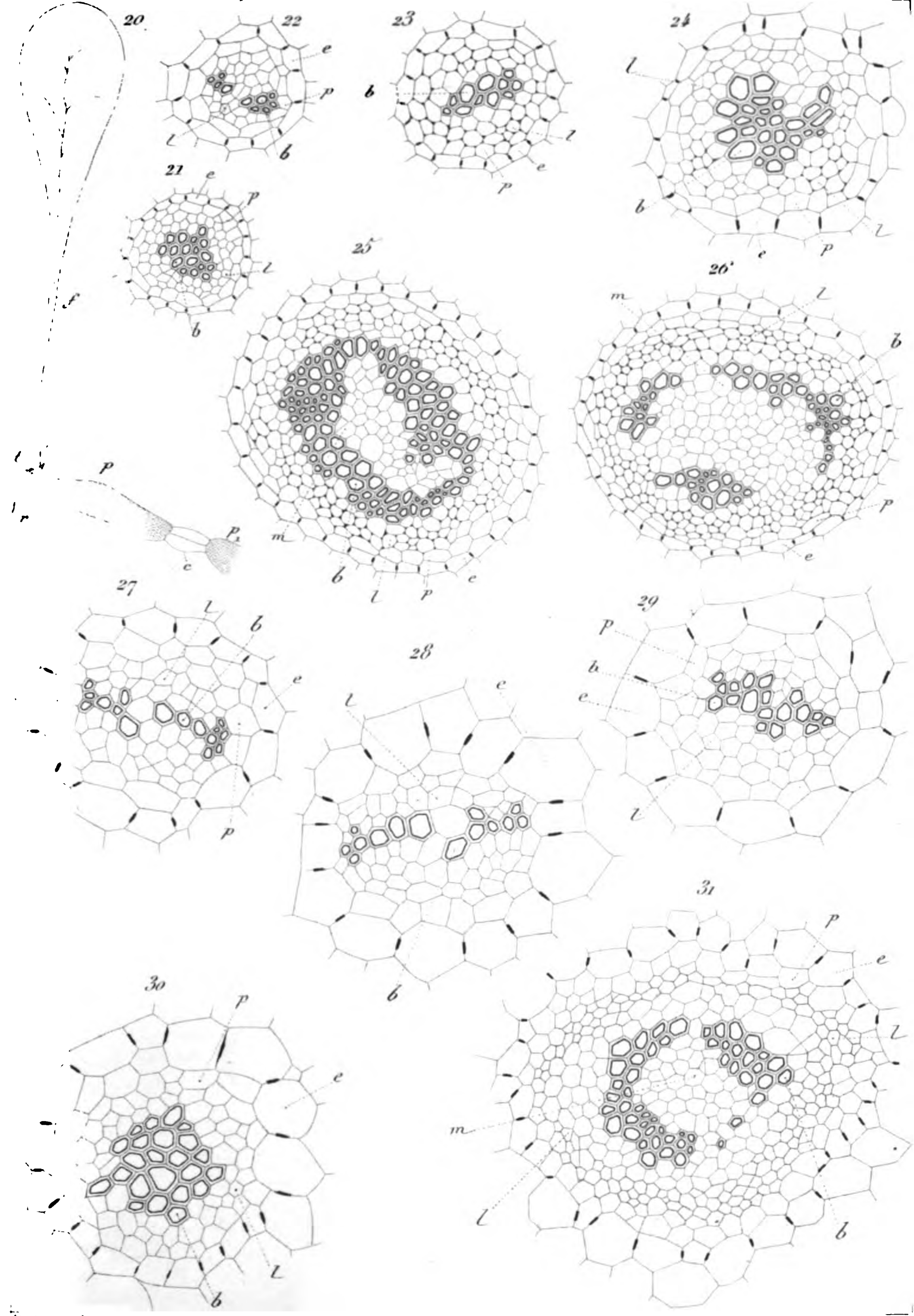
PAR NOMS D'AUTEURS.

TABLE DES PLANCHES

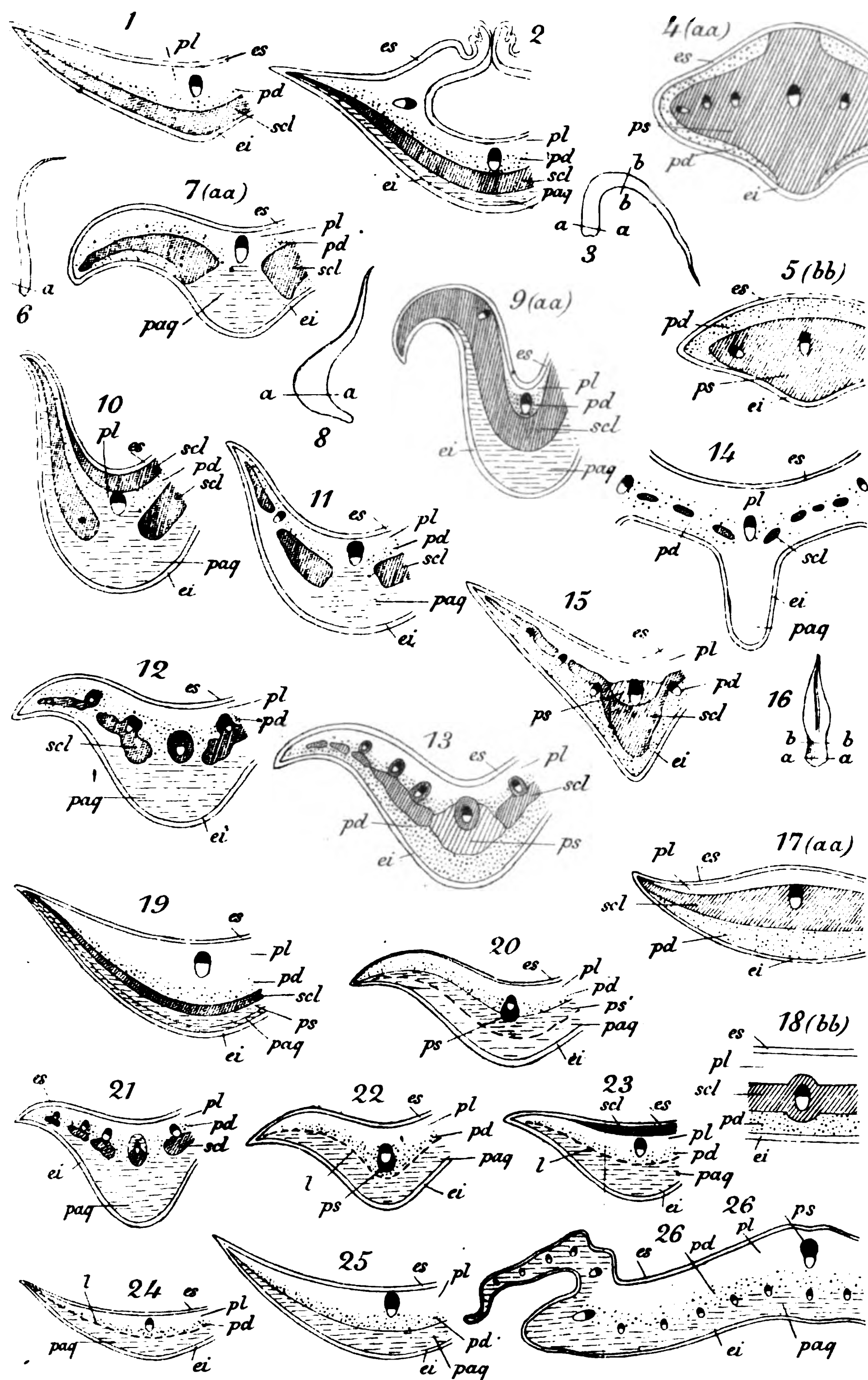
CONTENUES DANS CE VOLUME.



Pteris (1–8), Nephrodium (9–10), Polypodium (11–19).

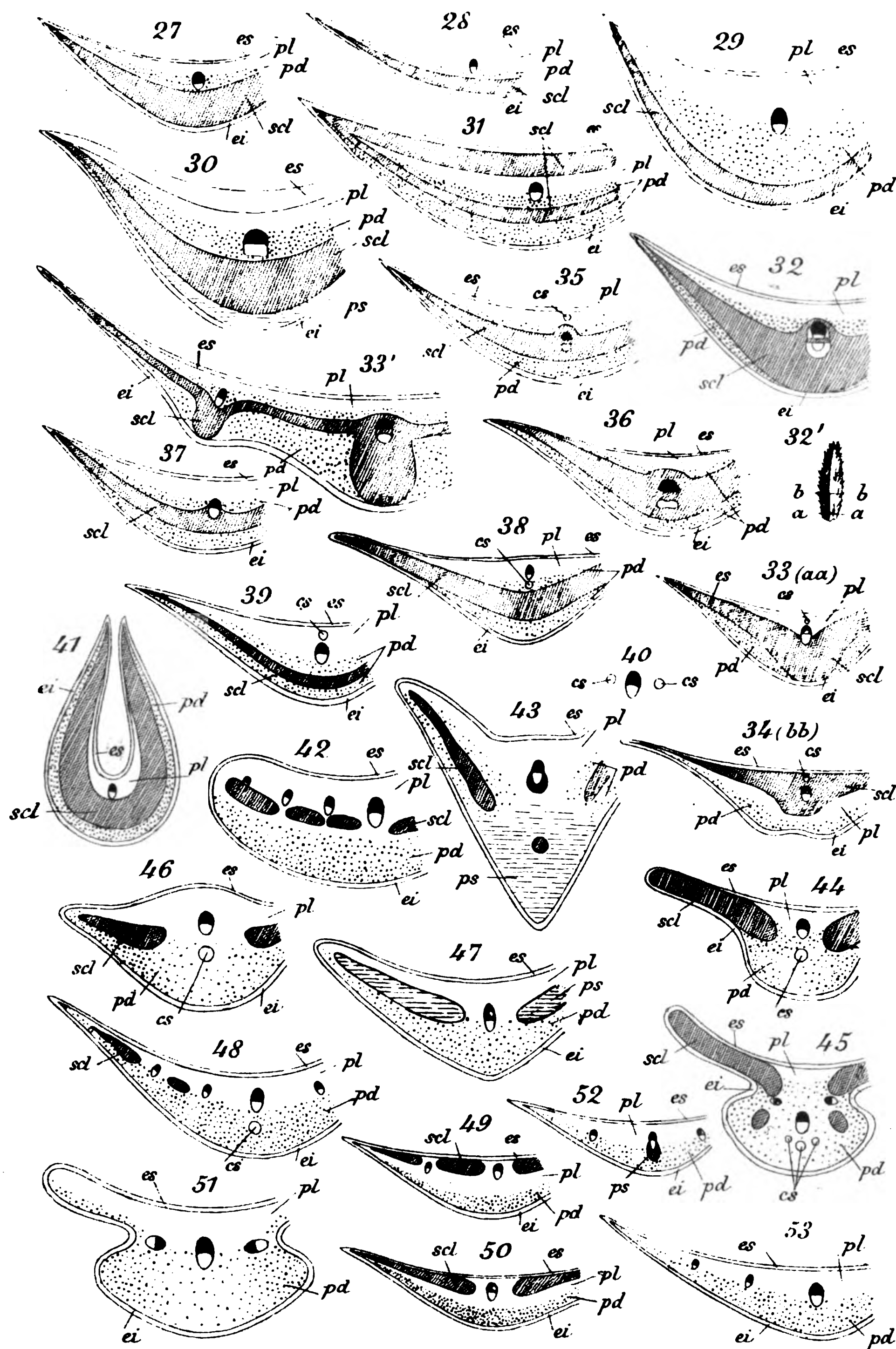


Trichomanes. (20-21). Osmunda (22-26). Angiopteris (27-31).



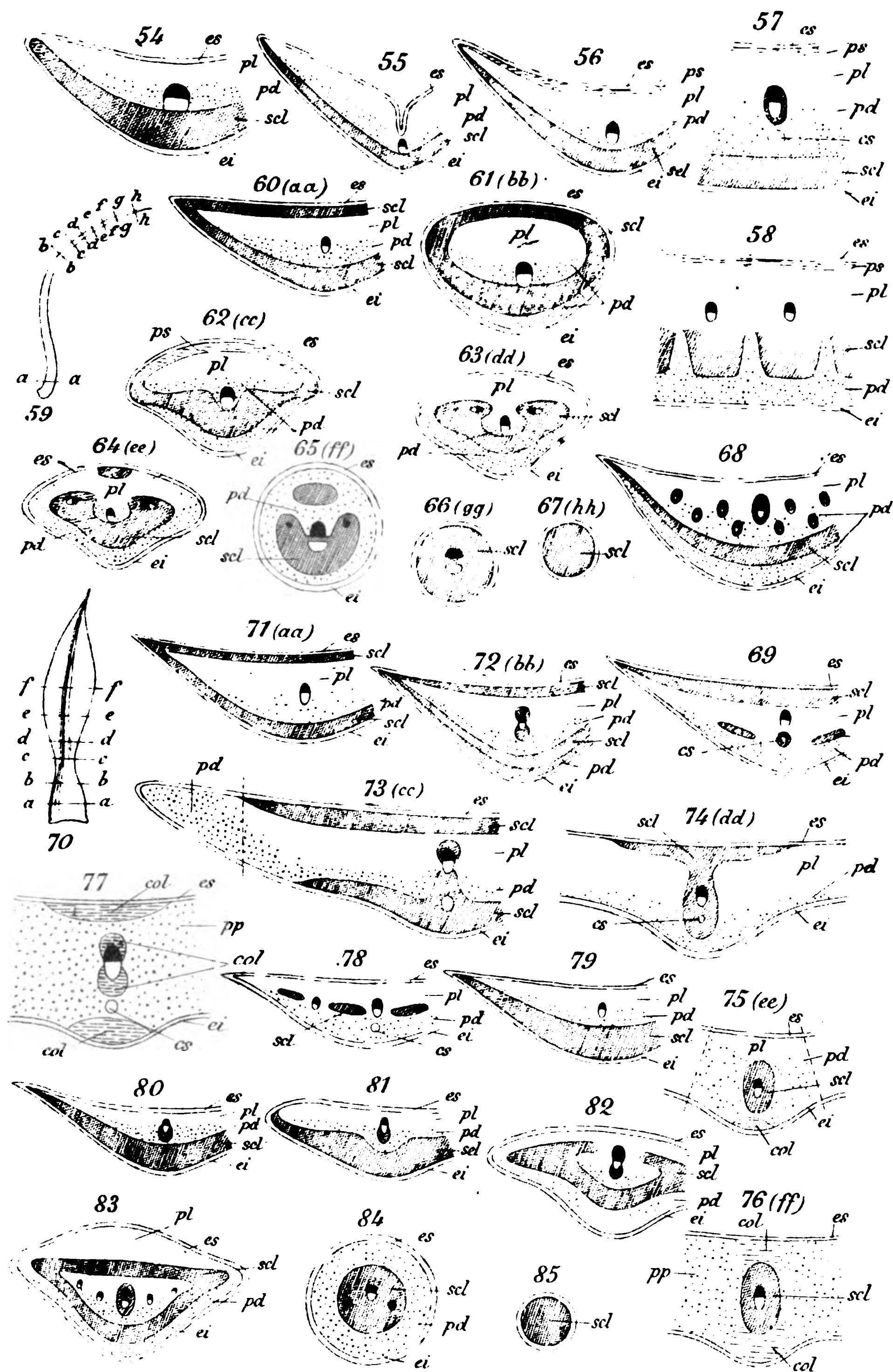
niel del. Imp. Edouard Bry, Paris. Millot sc.

Involucre des Chicoracées.



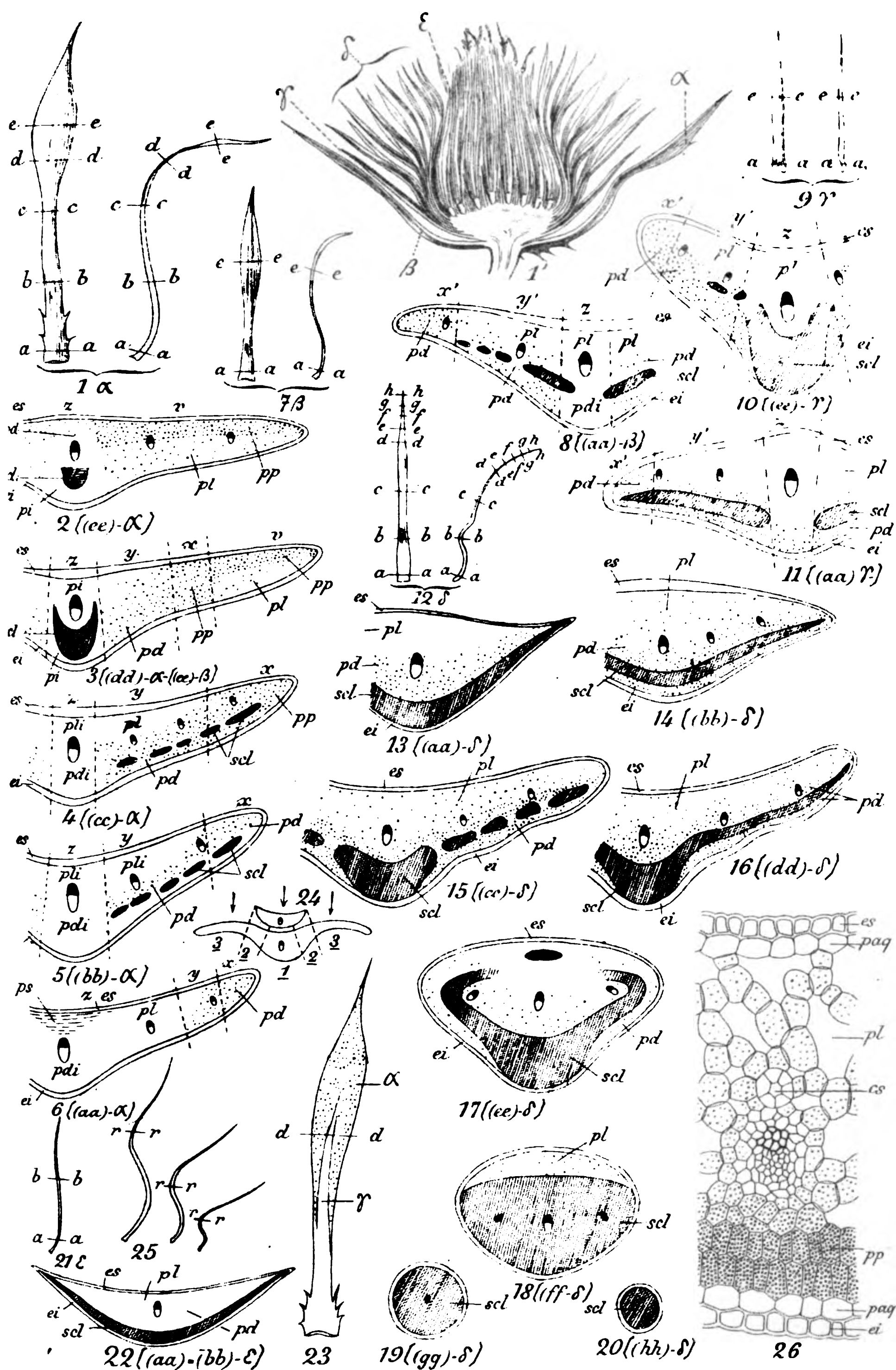
Daniel del. Imp. Edouard Bry, Paris. Millot sc.

Involucre des Corymbifères.



Daniel del. Imp. Edouard Bry, Paris. Millot sc.

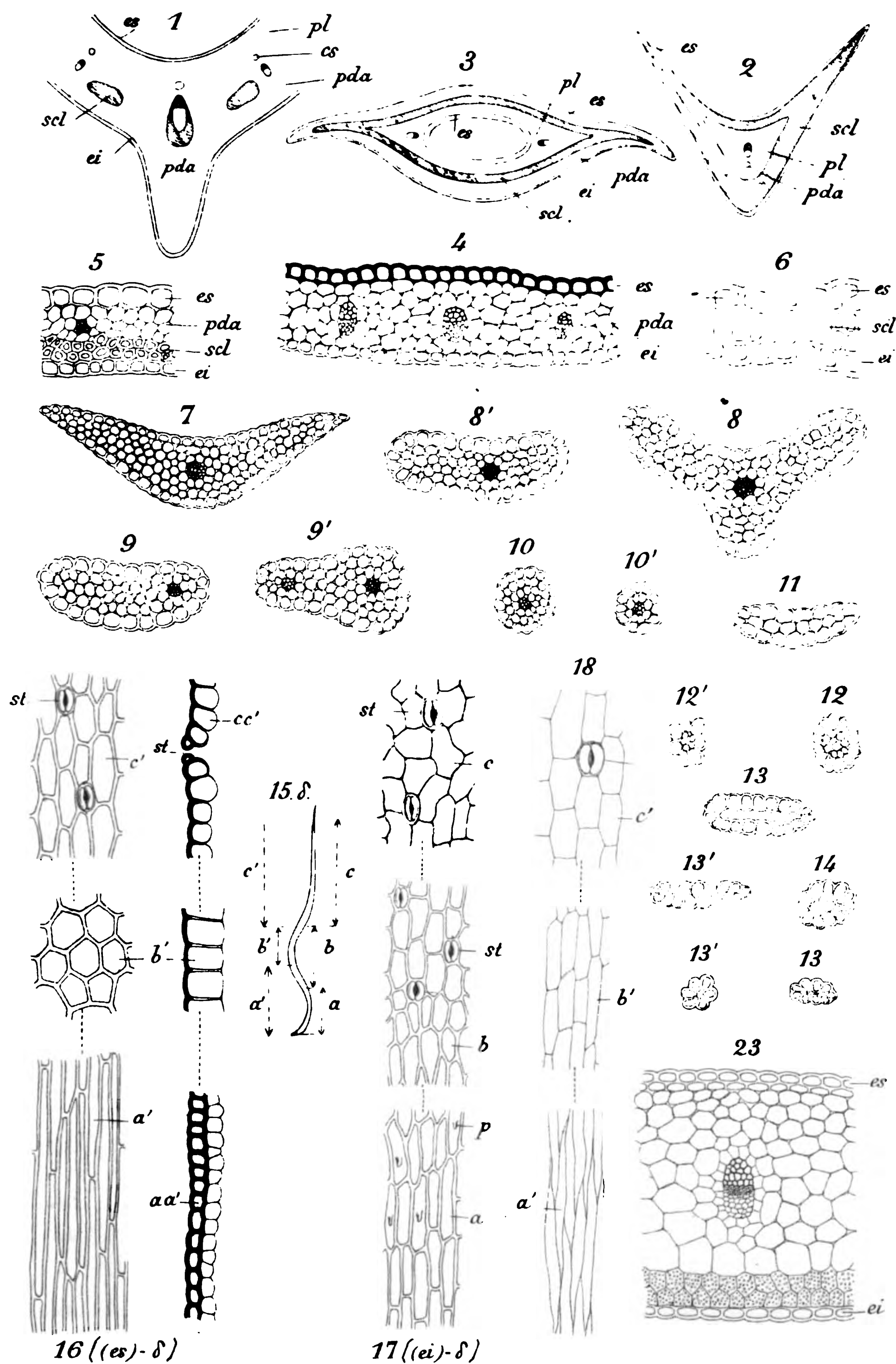
Involucre des Cynarocéphales



Daniel del. Imp Edouard Bry, Paris. Millot sc.

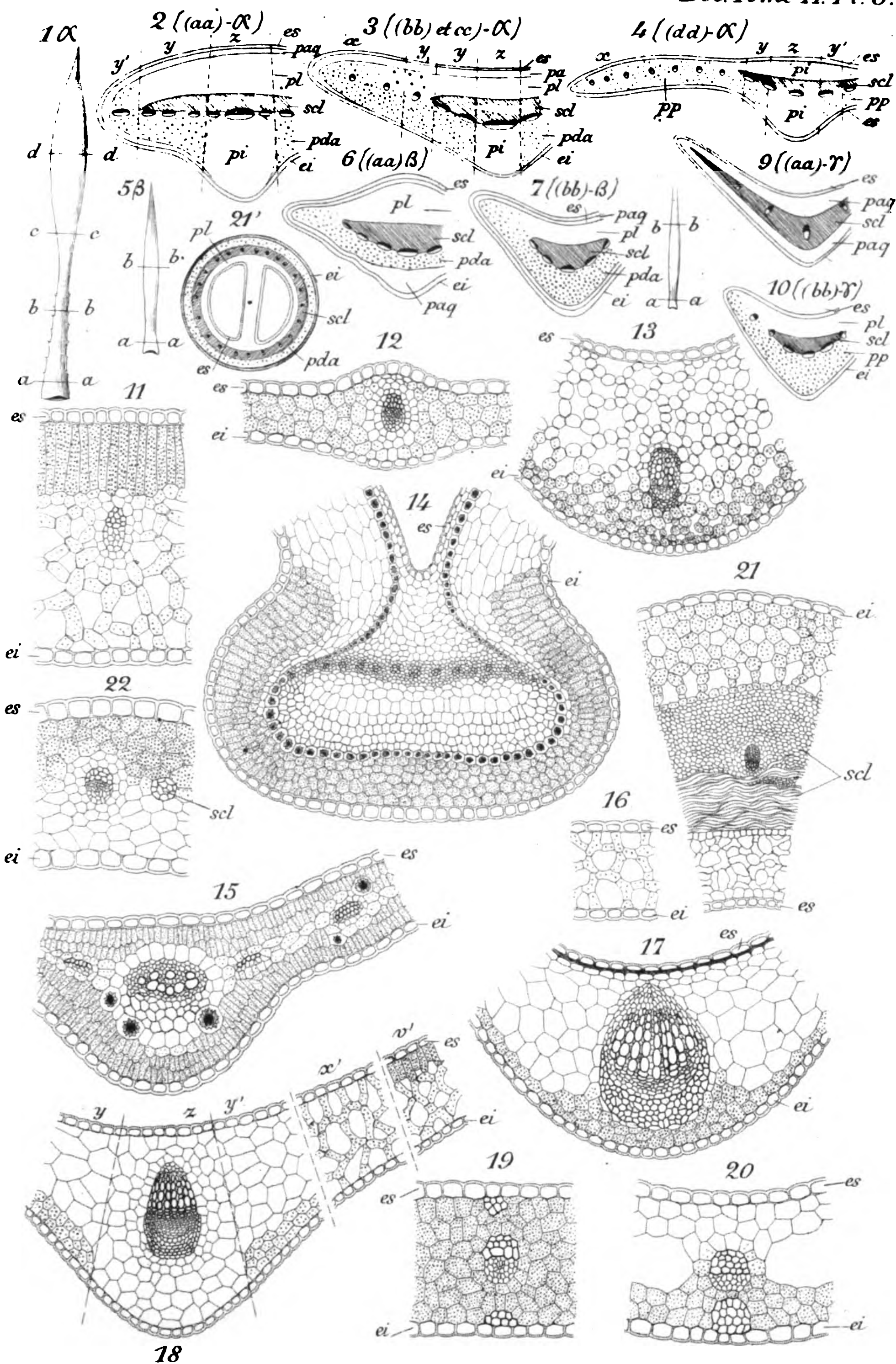
Involucre des Composées.

(1-25) Carduus nutans. — (26) Helianthus tuberosus.



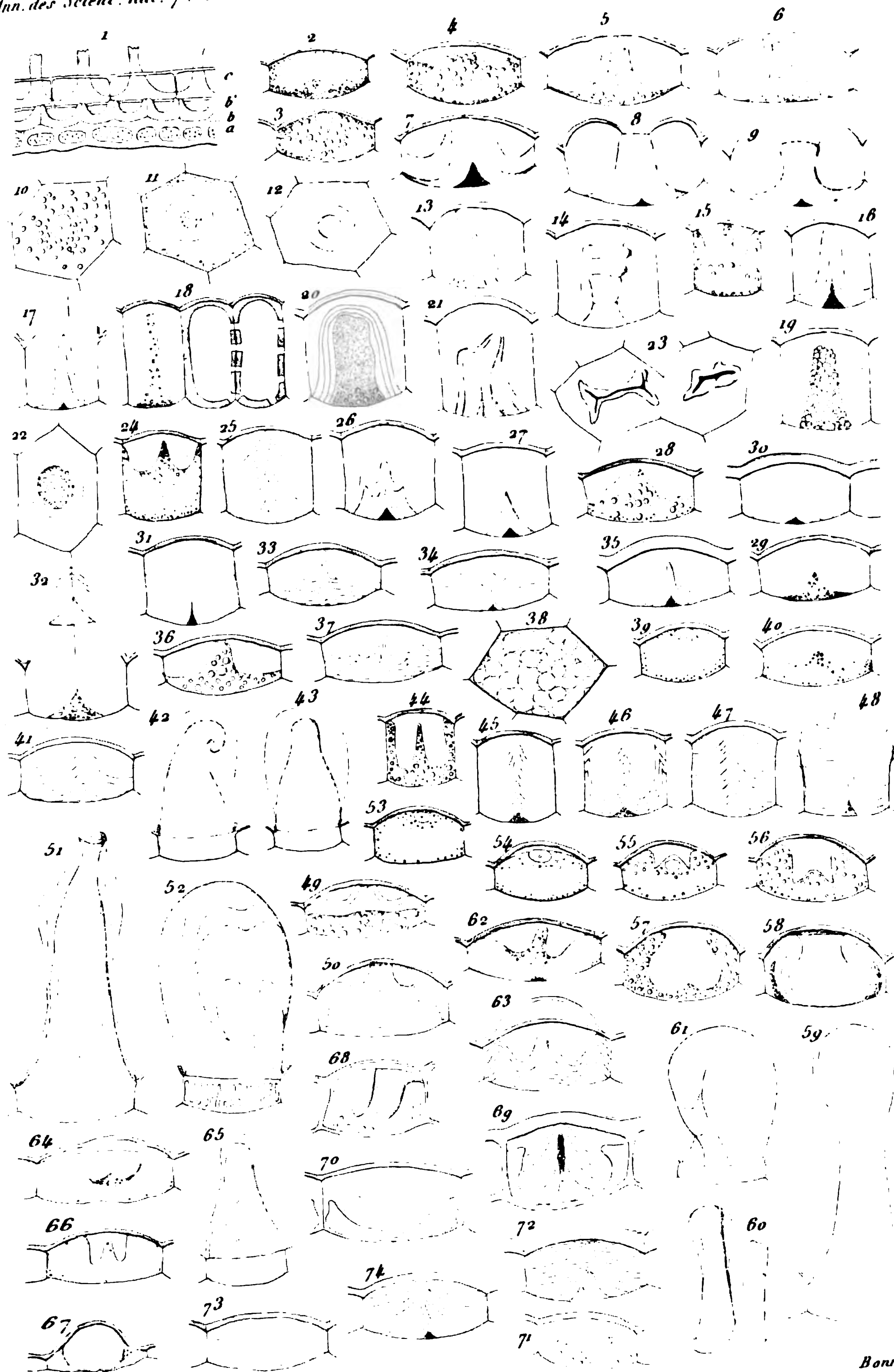
Daniel del. Imp. Edouard Bry, Paris. Millot sc.

Involucre des Composées.



Daniel del. Imp. Edouard Bry, Paris. Millot sc.

Ann. des Scienc. nat. 7e Série.

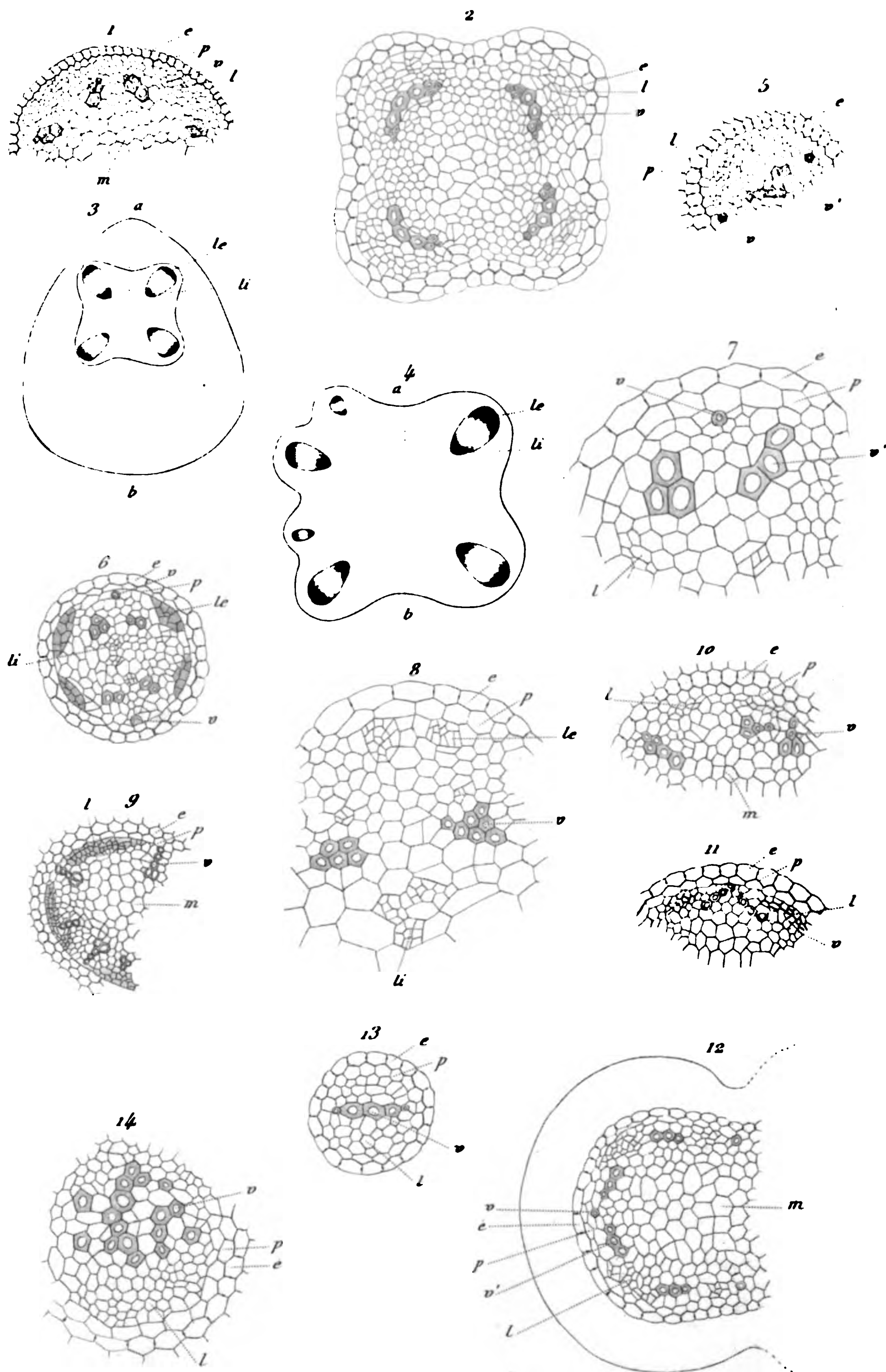


J. d'Arbaumont del.

Bonnet sc.

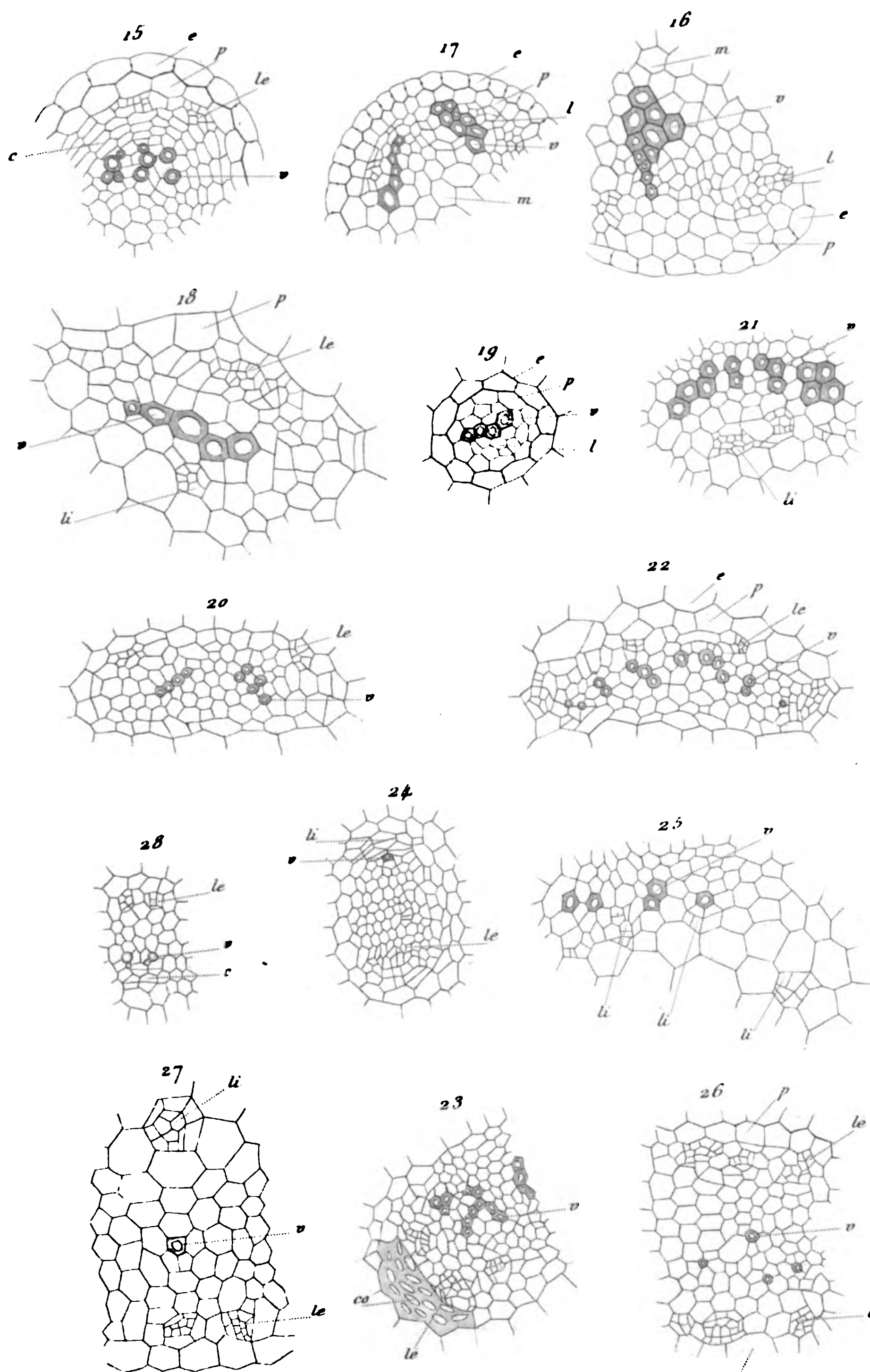
Cellules à mucilage des graines de Crucifères.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



Lamounette del. Himly sc.

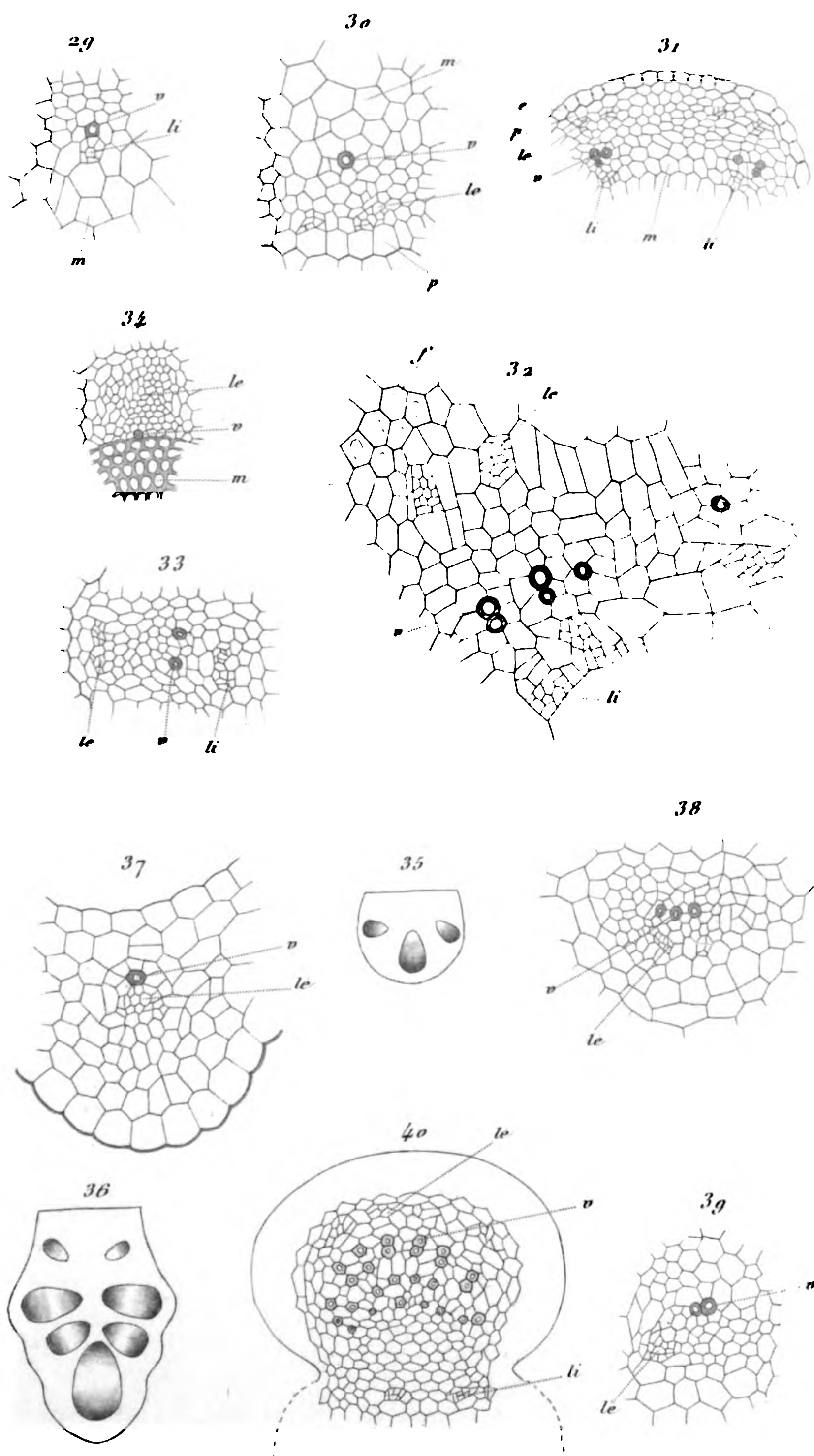
Liber interne.



Lamounette del.

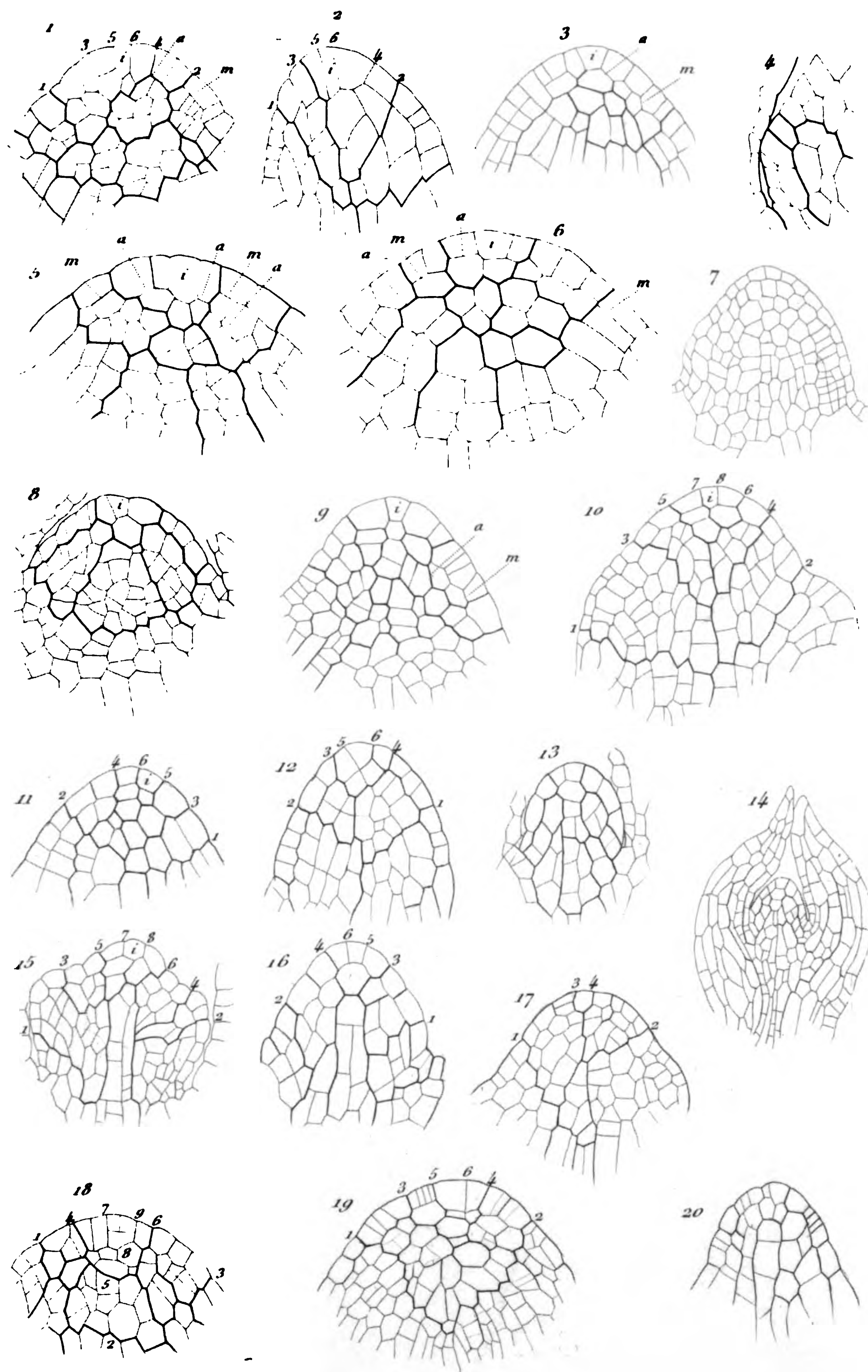
Himly sc.

Liber interne.



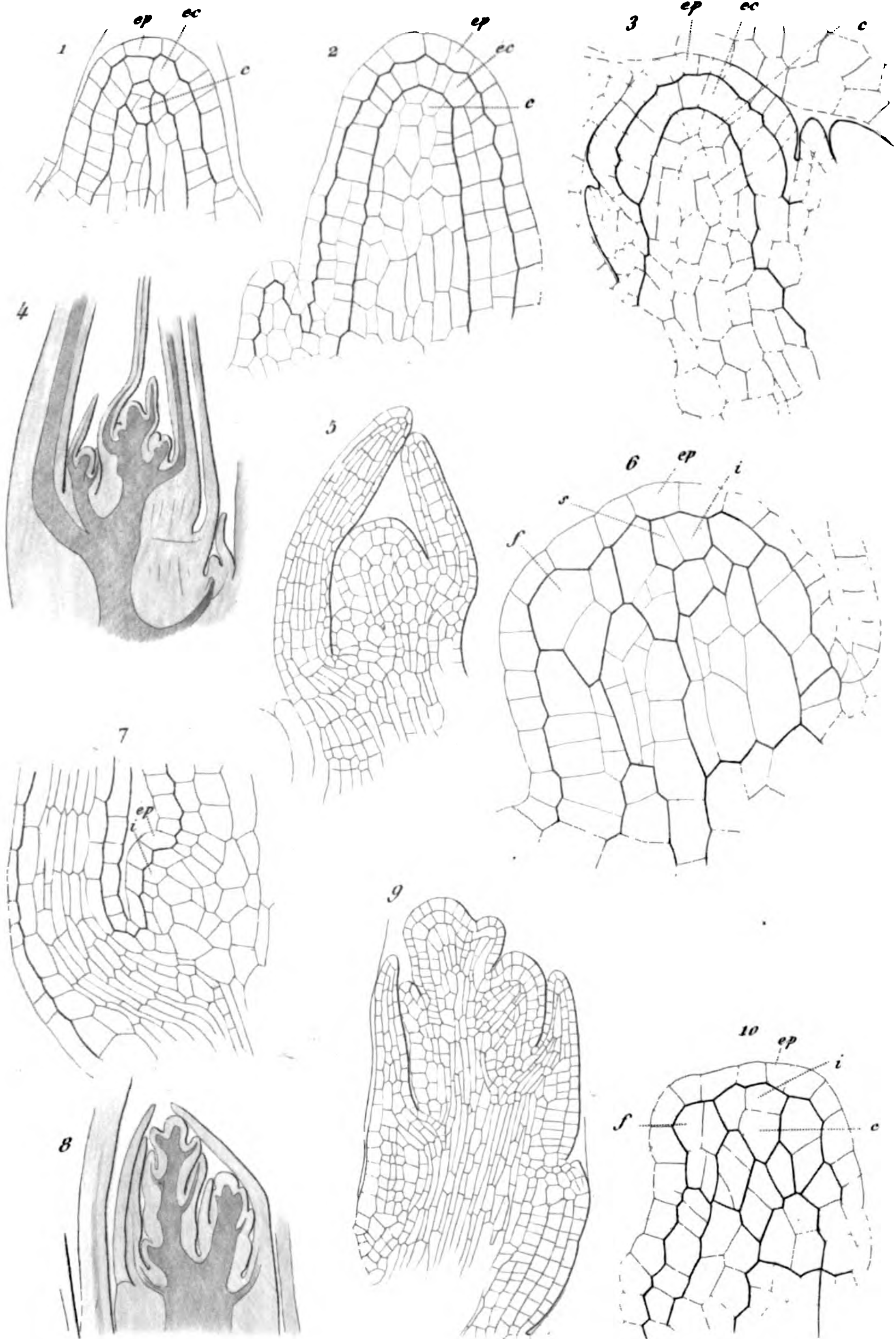
Lamounette del. Himly sc.

Liber interne.



H. Douliot del. Himly sc.

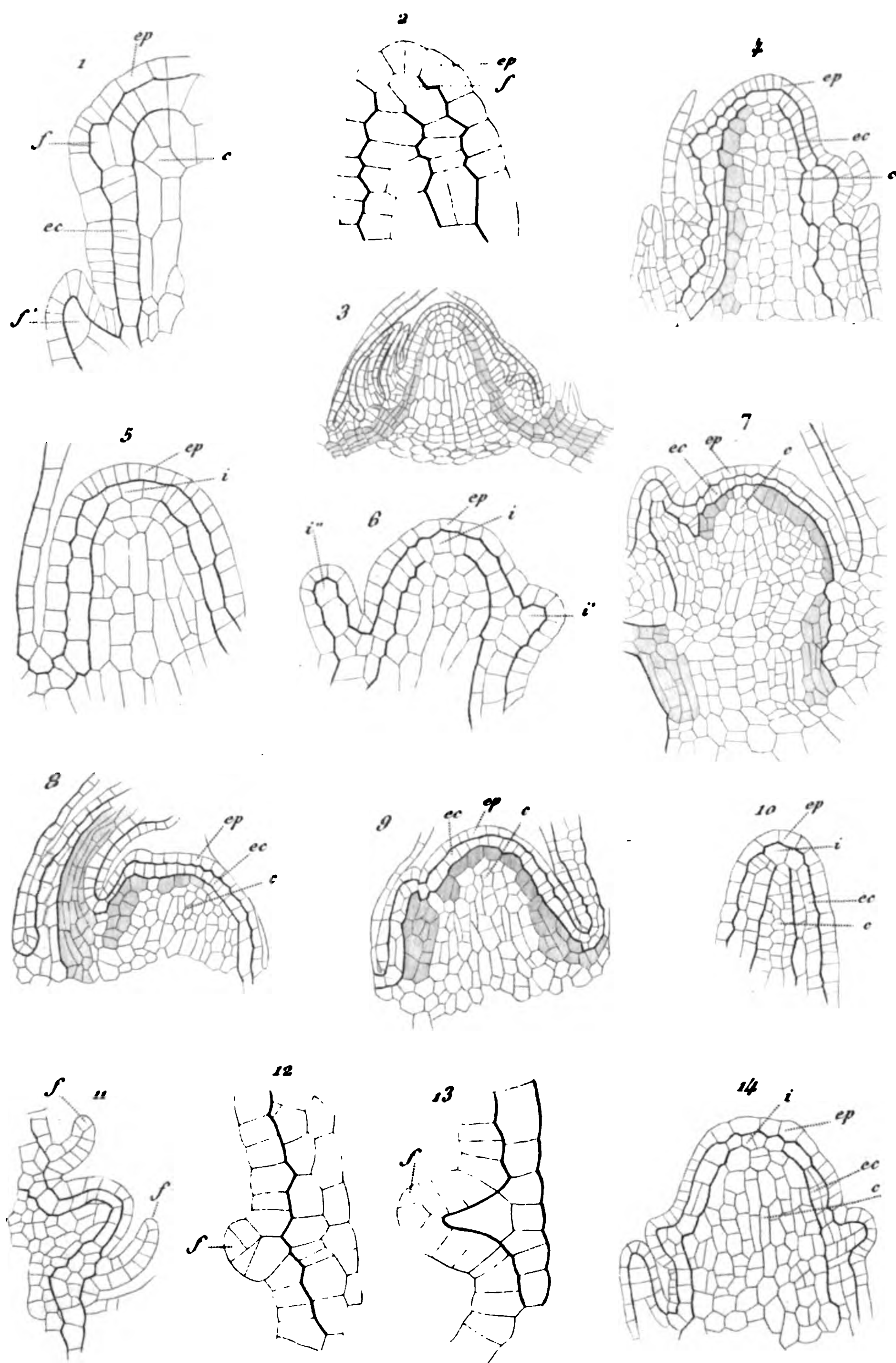
Sommet de la tige des Gymnospermes.



H. Douliot del. Himly sc.

Sommet de la tige des Monocotylédones.

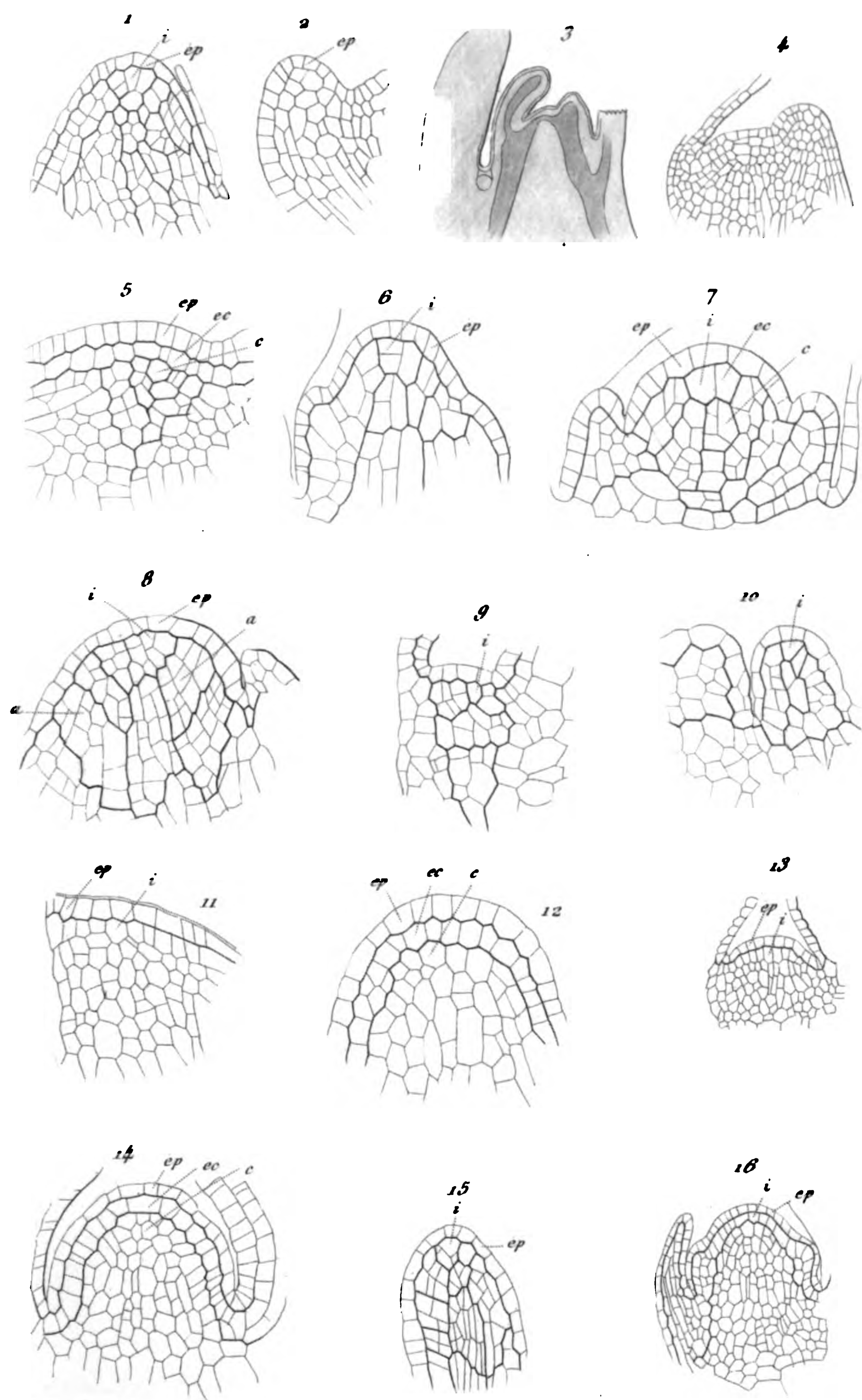
Imp. Lemercier et Cie Paris



H. Douliot del. Himly sc.

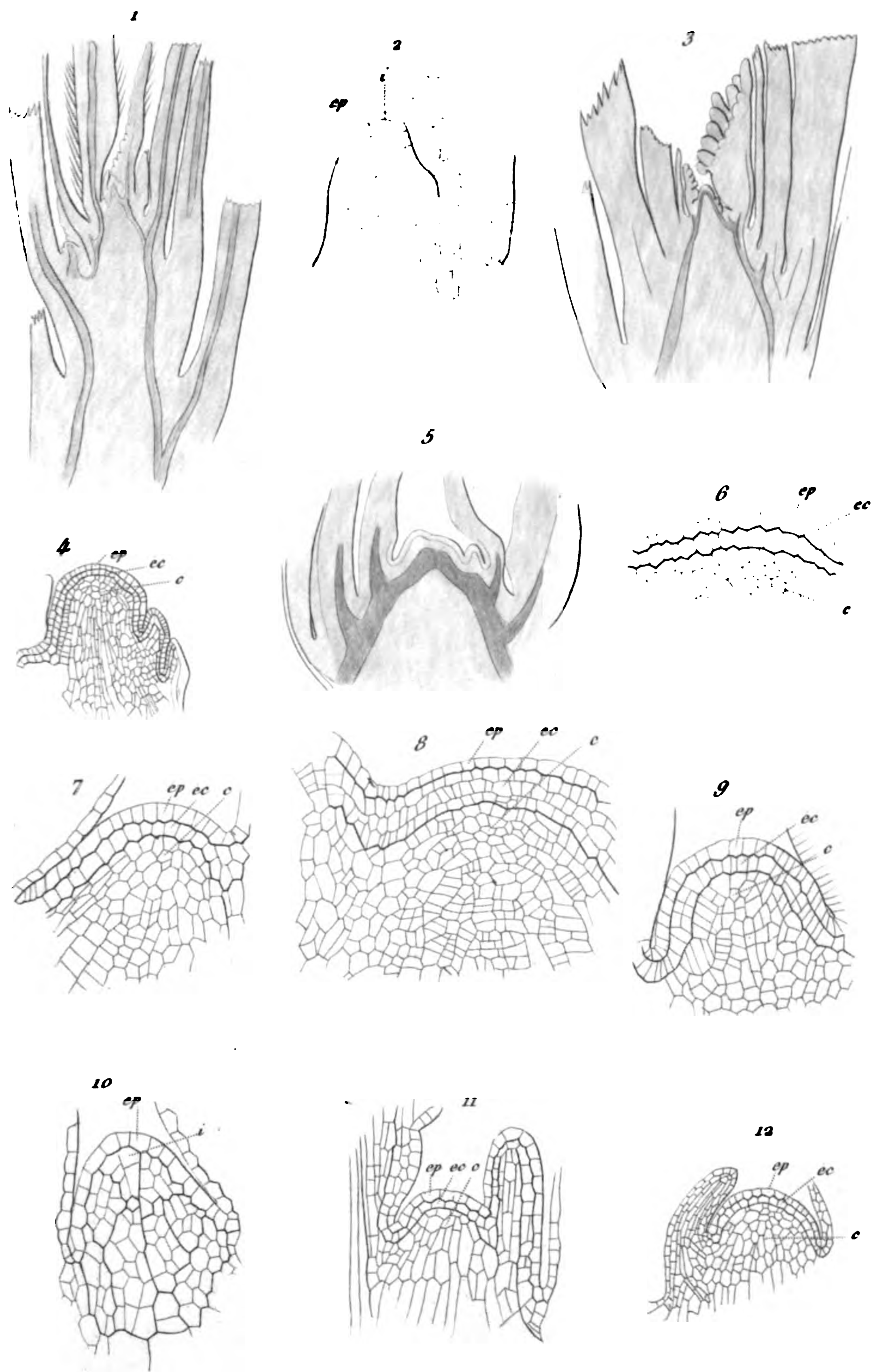
Sommet de la tige des Monocotylédones.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



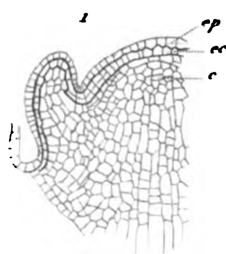
H. Douliot del. Himly sc.

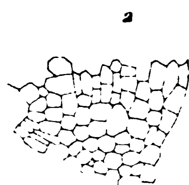
Sommet de la tige des Dicotylédones.

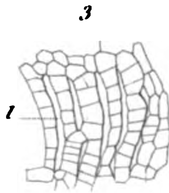


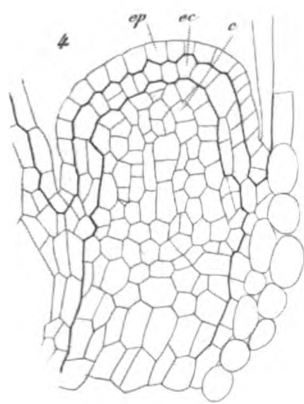
H. Douliot del. Himly sc.

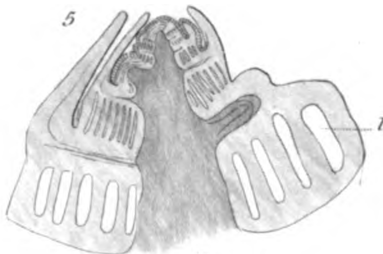
Sommet de la tige des Dicotylédones

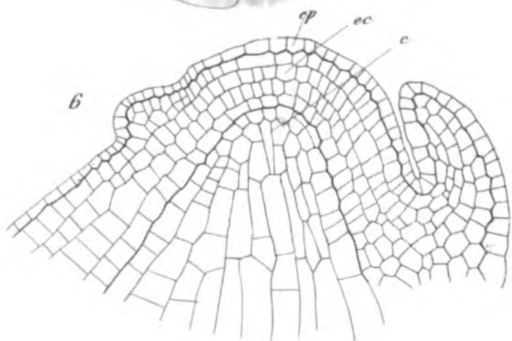


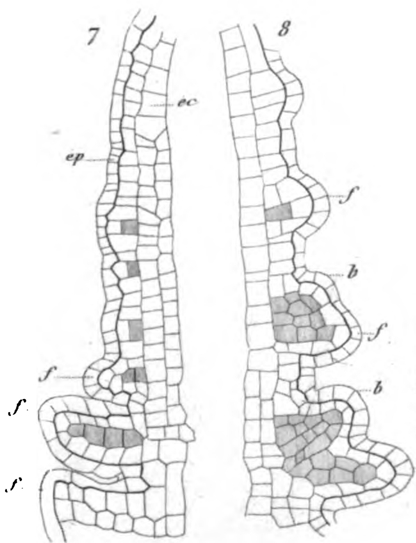


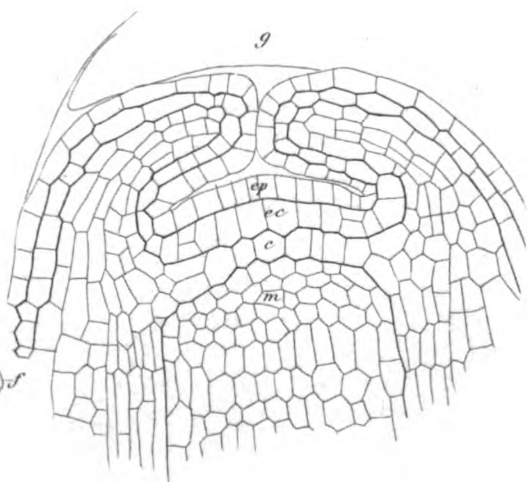








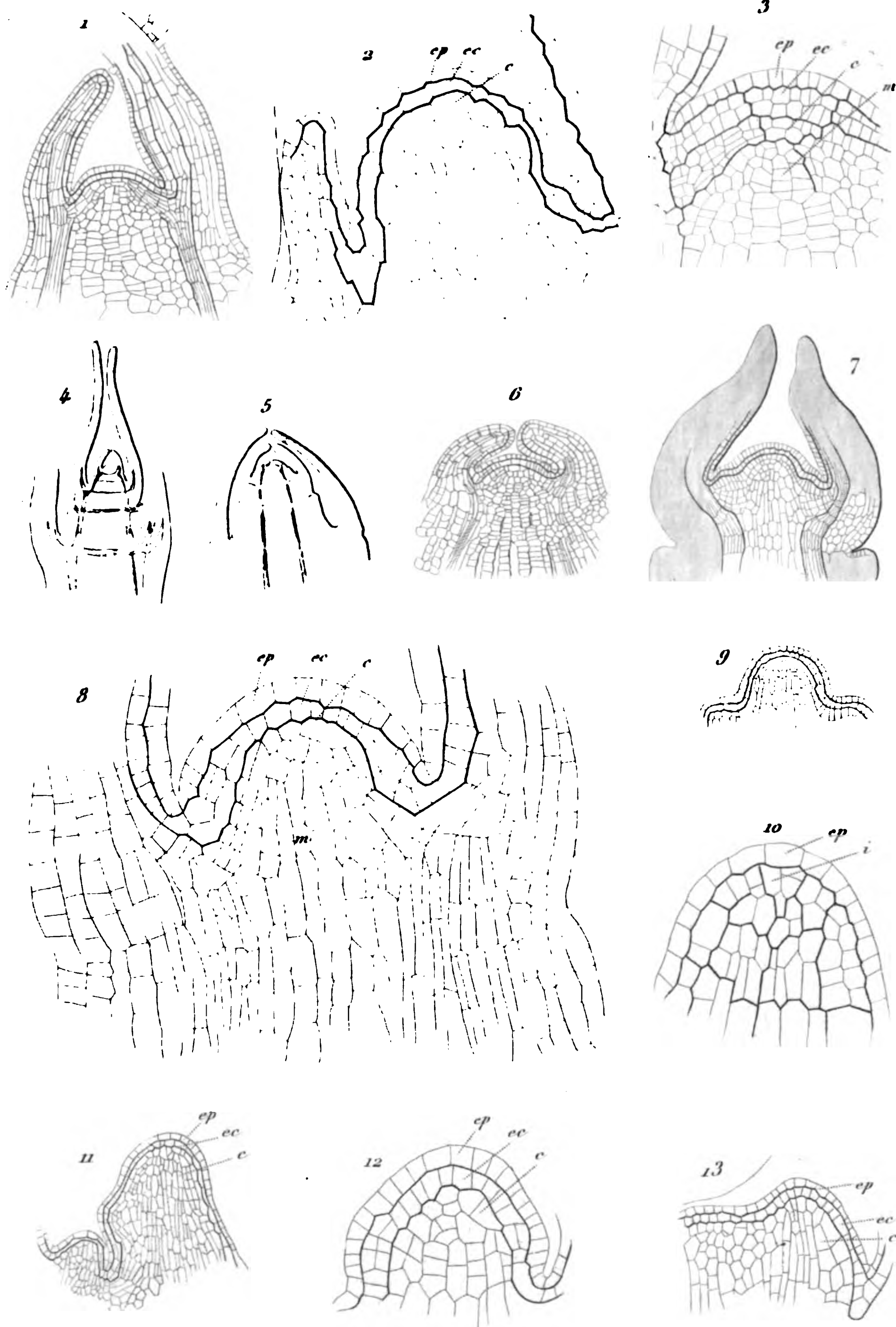




H. Douliot del. Himly sc.

Sommet de la tige des Dicotylédones.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



H. Douliot del. Himly sc.

Sommet de la tige des Dicotylédones.

